Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzentheile

von

Friedrich Czapek.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. October 1895.)

Die Aufgabe, welche ich mir für die vorliegende Arbeit vor Allem gestellt hatte, war die, ein Urtheil über die Ursachen des geotropischen Grenzwinkels der Seitenwurzeln erster Ordnung zu gewinnen. Dass in das zu bearbeitende Gebiet auch andere plagiotrope Organe, besonders die horizontalen Rhizome und Ausläufer einbezogen wurden, war eine Consequenz der erhaltenen Resultate. Nach den von verschiedenen Forschern vertretenen Ansichten war es ja bisher zum mindesten zweifelhaft, ob Analogien zwischen den Richtungsverhältnissen der Nebenwurzeln und jenen der horizontalen Rhizomen vorhanden seien. Solche Analogien bestehen aber thatsächlich, wie ich darzulegen versuchen werde. Und nicht nur die Richtungsursachen der verschiedenen unterirdisch lebenden plagiotropen Organe bieten zahlreiche Vergleichspunkte; es scheinen auch beim Geotropismus der oberirdischen plagiotropen Organe einestheils ganz ähnliche Verhältnisse obzuwalten, anderentheils abweichende Erscheinungen durch deutliche Übergänge verbunden zu sein. Obwohl ich mich mit den Richtungsverhältnissen der oberirdischen plagiotropen Organe bereits längere Zeit eingehend beschäftige, so muss ich mich in dieser Publication doch noch auf die gelegentliche Erwähnung einiger gewonnener Anschauungen beschränken und die weitläufige Ausführung meiner Ergebnisse einer später zu veröffentlichenden

Arbeit überweisen. Hauptgegenstand der vorliegenden Studien sollen die Richtungsursachen der unterirdischen plagiotropen Pflanzentheile sein.

Erster Abschnitt.

Die Seitenwurzeln.

§. 1. Ein historischer Rückblick auf die von den älteren Physiologen betreffs der den Nebenwurzeln eigenthümlichen Richtungsverhältnisse geäusserten Anschauungen ist im Ganzen wenig lehrreich und kann deshalb an dieser Stelle kurz gehalten sein.

Der Begründer der Lehre vom Geotropismus, Knight,[1] selbst scheint sich mit den Seitenwurzeln speciell nicht befasst zu haben. Er beurtheilt sie blos in einer kleinen Bemerkung vom Standpunkte seiner theoretischen Ansichten: sie seien viel weniger saftig als die Hauptwurzel und reagirten deshalb weniger auf die Einwirkung der Schwere. In Form unserer heutigen Ausdrucksweise würde es heissen, die Nebenwurzeln seien weniger geotropisch als die Hauptwurzeln.

Die meiste Aufmerksamkeit hat Dutrochet[2] den Nebenwurzeln gewidmet. Er erkannte, dass dieselben geradeso wie Hauptwurzeln dem richtenden Zuge der Schwerkraft unterworfen seien. Sie besässen aber, wie er meinte, ausserdem das Bestreben, senkrecht zu ihrer Implantationsfläche zu wachsen, ähnlich wie der Mistelkeimling senkrecht auf sein Substrat zuwächst. Das Resultat beider gleichzeitig einwirkenden Bestrebungen sei nun eine mittlere Richtung, in welcher die Axe

[1] Th. A. Knight, Über die Richtung des Würzelchens und Keims bei dem Aufgehen der Samen. Philosoph. Transact., 1806, Th. I, p. 107. Übersetzt in L. Chr. Treviranus' Beyträge zur Pflanzenphysiologie, Göttingen, 1811, S. 204 und in H. Ambronn, Sechs pflanzenphysiologische Abhandlungen von Th. A. Knight. Leipzig, 1895, S. 10 (Ostwald's Classiker der exacten Wissenschaften, Nr. 62).

[2] H. Dutrochet, Recherches sur la structure intime des animaux et des végétaux. Paris, 1824, p. 101—102. Man vergleiche auch desselben Autors Mémoires pour servir etc. Paris, 1837, t. II, p. 32—33. Die ältere Darstellung verdient aber, wie in manchen anderen von diesem Forscher behandelten Fragen, bei weitem den Vorzug.

der Seitenwurzel mit der Verticalen einen mehr weniger spitzen Winkel bildet. Dutrochet sah mithin das Zustandekommen der Schrägstellung als Resultante zwischen Geotropismus und Eigenrichtung an. Dass die an dem Mistelhypocotyl wirksame Richtungsursache, welche Dutrochet als identisch mit der Eigenrichtung der Nebenwurzeln ansah, sich späterhin wesentlich als negativer Heliotropismus herausgestellt hat,[1] macht die Ansicht dieses Forschers nicht weniger discussionsfähig, und es war über deren Richtigkeit nicht früher ein abschliessendes Urtheil möglich, als man in der Anwendung des Klinostaten ein Mittel hatte, um geotropische Richtungsbewegungen sicher zu erkennen.

Dutrochet's Vermuthung blieb jedoch bis in die neueste Zeit vollkommen unbeachtet.

W. Hofmeister[2] äusserte in seinen verschiedenen Schriften mehrfache Ansichten über das Zustandekommen der schrägen Richtung der Seitenwurzeln. Dieselben stehen grösstentheils in engem Zusammenhang mit der bekannten Theorie des Geotropismus, welche dieser Forscher aufgestellt hatte. Hofmeister dachte sich zuerst, dass die Schrägstellung der Seitenwurzeln mit der relativ geringen Länge der Krümmungszone, dem langsamen Spitzenwachsthum und vermehrter Dehnbarkeit der Gewebe der Unterseite zusammenhänge. Später (Pflanzenzelle, l. c.) legte er das Hauptgewicht auf den Widerstand der starren Zellschichten der Wurzelhaube, welche der Abwärtsbewegung der weichen Spitze hindernd entgegenstehe. Da die theoretischen Anschauungen Hofmeister's ihre Widerlegung längst gefunden haben, ist es auch nicht nöthig, auf die Ansichten dieses Autors bezüglich der Seitenwurzeln näher einzugehen, zumal dieselben auch für den weiteren Fortschritt in unserer Frage ohne Bedeutung waren.

---

[1] Der negative Heliotropismus des Mistelhypocotyls war übrigens Dutrochet bereits bekannt (l. c. p. 116).

[2] W. Hofmeister, Über die durch Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. Berichte der math.-phys. Classe der königl. sächsischen Gesellsch. der Wissenschaften, 1860, S. 175. — Derselbe in der unter dem gleichen Titel in Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Bd. 3 (1863) erschienenen Arbeit (S. 103) und in: »Die Lehre von der Pflanzenzelle«, Leipzig, 1867, S. 282.

Den Beginn erfolgreicher und fruchtbringender Forschung über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln bedeutet erst die bekannte Arbeit von Sachs[1] über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Sachs erbrachte den exacten experimentellen Nachweis, dass den Nebenwurzeln Geotropismus innewohnt, und sprach mit klaren Worten aus, dass das Problem der Erklärung des »geotropischen Grenzwinkels« darin liege, zu erfahren, warum der positive Geotropismus die Seitenwurzel nicht in die Verticallage führt, sondern bereits unter grossem Neigungswinkel zu wirken aufhört. Allerdings war die von Sachs versuchte Lösung des von ihm erkannten Problems unzulänglich; sie stand jedoch mit keiner der damals bekannten Erscheinungen im Widerspruche und war übrigens von ihrem Autor selbst nur als hypothetische hingestellt worden. Sachs dachte sich die Schiefstellung der Seitenwurzeln dadurch bewirkt, dass an diesen Organen der positive Geotropismus bereits unter einem grossen Neigungswinkel (»geotropischer Grenzwinkel«) unwirksam werde, ohne dass ihm eine andere Richtkraft entgegenwirke. Bei Hauptwurzeln hingegen bleibe die richtende Wirkung der Schwere so lange vorhanden, als die Wurzel sich nicht vollständig in der Lothlinie befinde. In gewissem Sinne kann man also auch nach Sachs den Seitenwurzeln »schwächeren Geotropismus« als den Hauptwurzeln zuschreiben. Dass die Auffassung von Sachs die zutreffende nicht sein kann, geht aber bereits aus einem einfachen Versuch hervor, welcher zeigt, dass Seitenwurzeln durch Aufwärtskrümmung in ihre Grenzwinkellage zurückkehren, wenn sie in vertical abwärts gerichtete Stellung gebracht worden sind.[2] Wären die Seitenwurzeln thatsächlich nur »schwächer geotropisch« als die Hauptwurzeln, so hätten sie ja keinen Grund, aus der Verticallage heraus sich empor-

---

[1] Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. I, Heft 4 (1874), S. 584 und gesammelte Abhandlungen, Bd. II, S. 864, Leipzig, 1893. Ferner vergleiche man die Abhandlung: »Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile«. Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. II, Heft 2 (1879), S. 240 und Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, S. 1018, Leipzig, 1893.

[2] Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 27 (1895), Heft 2, S. 330.

zukrümmen. Weitere Gegengründe gegen die erwähnte Auffassung soll die vorliegende Arbeit bringen.

Die Experimente von Sachs wurden späterhin von Elfving[1] mit demselben Resultat wiederholt.

Eine von der Sachs'schen Lehre gänzlich abweichende Theorie vom Zustandekommen des geotropischen Grenzwinkels der Seitenwurzeln hat in neuester Zeit F. Noll[2] aufgestellt. Auf dieselbe wird noch in ausführlicher Weise zurückzukommen sein.

I. Die normale Stellung der Seitenwurzeln zur Lothlinie.

§. 2. Dass die Seitenwurzeln erster Ordnung sich bestreben, einen bestimmten Winkel zur Verticalen, den geotropischen Grenzwinkel, stets einzuhalten und nach erlittener Ablenkung in denselben zurückkehren, ist der häufigste Fall; es gibt aber Ausnahmen hievon. Bekannt ist es ja, dass die Seitenwurzeln vieler horizontaler Rhizome und oberirdischer Ausläufer vollkommen oder nahezu senkrecht in den Boden wachsen, also orthotrope Organe sind. So z. B. bei *Marsilia*, *Cyperus alternifolius*, *Potentilla reptans*, die aus den Knoten von *Oplismenus imbecillus (Panicum variegatum)* entspringenden Nebenwurzeln. Anderseits gibt es auch nicht allzu seltene Fälle, in welchen Nebenwurzeln erster Ordnung nur wenig geotropisch reagiren. *Phaseolus multiflorus* besitzt solche Seitenwurzeln. Im feuchten Raum erzogen, wachsen sämmtliche Nebenwurzeln von jungen Bohnenpflanzen horizontal, also unter einem geotropischen Grenzwinkel von etwa 90°. In Sachs'schen Keimkästen, in feuchtem Sägemehl cultivirt, wachsen die oberen Seitenwurzeln oft unregelmässig nach verschiedenen Richtungen, wie sie gerade durch kleine Hindernisse im Substrat beeinflusst werden. Nicht selten sieht man sie sogar auf grössere Strecken über das Niveau des Substrates an die Luft hinaus-

[1] Fr. Elfving, Beitrag zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Abdruck aus Acta Soc. Scient. Fenn., t. XII (1880), p. 36.

[2] F. Noll, Über heterogene Induction, Leipzig, 1892, S. 38 und: Über eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Botan. Centralblatt, Bd. 60 (1894), S. 128.

treten und an der Oberfläche des Sägemehls hinwachsen; besonders tritt dies auf, wenn nicht nur die Glaswände verdunkelt werden, sondern der Keimkasten gänzlich in einen dunklen Raum gestellt wird. Mitunter biegen die oberen Seitenwurzeln, einem Hinderniss ausweichend, auch stark nach abwärts.

An sehr zahlreichen Pflanzen halten aber die Seitenwurzeln eine bestimmte Schräglage zum Horizont genau ein und haben einen constanten geotropischen Grenzwinkel; der letztere ist für die verschiedenen Pflanzenarten oft specifisch verschieden. Kleiner als 70° ist er selten; öfters ist er fast 90°.

Die Seitenwurzeln zweiter Ordnung sind nur hie und da deutlich geotropisch. Bei *Zea Mays* konnte ich an diesen Organen im Einklange mit den Beobachtungen von Sachs[1] sicher Geotropismus constatiren.

Auf weitere Darlegungen bezüglich der allgemeinen Stellungsverhältnisse der Seitenwurzeln brauche ich nicht einzugehen, indem Sachs in seiner bereits erwähnten grundlegenden Arbeit diesen Gegenstand in einer heute noch vollkommen giltigen Weise umfassend behandelt hat.

Die von mir verwendeten Versuchspflanzen waren die gleichen wie die bereits von Sachs studirten. Vorzüglich benützte ich *Vicia Faba* (grosssamige Varietät), *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*, *Zea Mays*, *Lepidium sativum*.

II. Die plagiotrope Stellung der Seitenwurzeln ist rein geotropischer Natur und keineswegs durch andere äussere oder autonome Richtkräfte mitbedingt.

§. 3. Ausser Geotropismus sind meines Wissens von keiner Seite irgendwelche andere äussere Richtkräfte zur Erklärung der plagiotropen Lage der Nebenwurzeln herangezogen worden. Die Mitwirkung autonomer Richtungsursachen dagegen ist thatsächlich behauptet worden von Dutrochet und neuer-

---

[1] Sachs, Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. 1, Heft 4 (1874), S. 631. Der Geotropismus ist auch an den Seitenwurzeln zweiter Ordnung der Hauptwurzel junger Maispflanzen festzustellen und betrifft nicht nur die aus den Knotenwurzeln älterer Pflanzen entsprechenden Zweige. Bei den Sachs'schen Versuchen blieb übrigens der Einfluss des Abschneidens der übrigen Wurzeln unberücksichtigt.

dings seitens F. Noll's in deren bereits citirten Schriften. Dass aber keine andere Richtkraft, ausser der Schwerkraft, am Zustandekommen des geotropischen Grenzwinkels betheiligt ist, lässt sich durch Versuche am Klinostaten ohne Weiteres beweisen. Denn schaltet man durch langsame Rotation um eine horizontale Axe, wobei die Hauptwurzel parallel der Axe orientirt wird, die krümmende Wirkung der Schwere in Bezug auf das ganze Wurzelsystem aus, so sind die Seitenwurzeln erster Ordnung geradeso wie die Hauptwurzel vollkommen desorientirt. Man kann sie nach beliebigen Richtungen durch vorgelegte Hindernisse oder Durchwachsenlassen durch gebogene Glasröhrchen ablenken: sie wachsen schliesslich in der Ablenkungsrichtung weiter, ohne irgendwelche Richtungen hiebei zu bevorzugen.

Meine Versuchsanordnung (welche sich überhaupt bei den von mir an Nebenwurzeln angestellten Klinostatenversuchen als praktisch bewährte) war folgende. Die Seitenwurzeln wurden cultivirt in prismatischen Zinkblechkästen von 30 *cm* Höhe, 10 *cm* Breite und 10 *cm* Tiefe. Einerseits bestand die Grundfläche des Kastens aus einem abnehmbaren Deckel mit gut übergreifendem Rand. Der Deckel und die andere fixe Grundfläche besassen eine runde Bohrung mit kurzem Halseinsatz von 2 *cm* Durchmesser, welche mittelst Korken verschlossen wurde. Die Korke waren ihrerseits durchbohrt, um ein Aufschieben des ganzen Blechkastens auf die Klinostatenaxe zu gestatten. Zwei gegenüberliegende Seitenflächen des Kastens bestanden aus Glastafeln, welche mittelst Falz zum Einschieben eingerichtet waren. Die Vorrichtung entsprach somit einem Sachs'schen Keimkasten, welcher auf eine Klinostatenaxe sich befestigen lässt. Der Kasten wurde zum Gebrauche mit feuchtem Sägemehl oder mit Erde gefüllt. Längs der beiden Glaswände wurde im Substrat je ein gerader Canal zur Aufnahme der Wurzeln vorgebohrt. Sodann wurden die Wurzeln eingeführt. Die Versuchsobjecte besassen bereits eine Hauptwurzellänge von 8—10 *cm* und entwickelten dann binnen 2—3 Tagen ihre Seitenwurzeln am Klinostaten. War der Kasten in der geschilderten Weise beschickt worden, so wurde er auf die Axe des Klinostaten geschoben, wobei natürlich die

Verschlusskorke stramm, ohne zu gleiten, an die Axe passen mussten. Schliesslich wurden die Glasplatten mit undurchsichtigem schwarzen Papier überdeckt, um Lichtzutritt von den Versuchspflanzen abzuhalten. Die Klinostatenaxe und die Längsaxe des Kastens waren zu unseren Versuchen horizontal gestellt. Somit rotirten die Hauptwurzeln um eine zu ihrer Längsrichtung parallele Axe. Die hervorsprossenden Seitenwurzeln erster Ordnung standen annähernd zur Mutteraxe rechtwinklig und rotirten also in einer verticalen Ebene. Eine krümmende Wirkung des Geotropismus war also auch an diesen eliminirt. Wurden zartere Seitenwurzeln (*Cucurbita*, *Phaseolus*) zum Versuche verwendet, so konnte ich ohne weitere Vorrichtung sofort erkennen, dass nicht blos die Hauptwurzel, sondern auch die Nebenwurzeln erster Ordnung dem Einflusse keiner Richtkraft folgten, sondern dahin wuchsen, wo der Widerstand in dem umgebenden Medium am geringsten war, wobei sie die mannigfachsten Krümmungen einschlugen. Die *Phaseolus*-Nebenwurzeln bildeten in zwei bis drei Tagen ein dichtes Gewirr von durcheinanderwachsenden Wurzeln, ohne dass eine Orientirung nach bestimmter Richtung stattgefunden hätte. Kräftigere Seitenwurzeln, wie die von *Vicia Faba*, schieben die kleinen Sägemehlpartikelchen, die ihnen beim Festhalten der geradlinigen Wachsthumsrichtung im Wege sind, einfach zur Seite, und es bietet das Wurzelsystem keinen anderen Anblick, als wie wenn es im feuchten Raum am Klinostaten cultivirt worden wäre. Stellt man nun diesen Wurzeln feste Hindernisse in den Weg, wie kleine Glasplatten (Objectträger) mit abgeschliffenen glatten Rändern, so wachsen die Wurzeln diesen Glasplatten, sobald sie mit ihrer Spitze daran angelangt sind, entlang. Kommen sie nach einer gewissen Strecke an den Rand des Objectträgers, so wachsen sie in der letzten Richtung weiter, ohne dass sie irgendwelche Krümmungen erlitten. Lässt man einige *Faba*-Seitenwurzeln in kleine knieförmig gebogene Glasröhrchen hineinwachsen, so wachsen die Wurzeln, aus dem Röhrchen mit der Spitze herausgelangt, in der eingeschlagenen Richtung geradlinig fort, welche Richtung auch immer ihnen die Biegung des Röhrchens aufgenöthigt hat.

Nimmt man den Zinkblechkasten mit den Wurzeln vom Klinostaten ab und stellt ihn so auf, dass die Hauptwurzeln ihre normale vertical abwärts gerichtete Lage erhalten, so beobachtet man natürlich, indem die orientirende Schwerkraftwirkung ihre Bedingungen wiedergefunden hat, dass sich sämmtliche Seitenwurzeln erster Ordnung in die Lage des geotropischen Grenzwinkels hineinkrümmen.

Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen direct, dass für die Einhaltung des geotropischen Grenzwinkels der Nebenwurzeln erster Ordnung keine anderen Richtkräfte in Betracht kommen können als jene, welche die verticale Lage der Hauptwurzel bedingen. Da wir am Klinostaten die Versuchsobjecte unter sonst ganz gleichen Bedingungen hielten, wie sie die Cultur im Keimkasten unter normalen Verhältnissen gewährt, mit der einzigen Änderung bezüglich der Schwerkraftwirkung, so folgt daraus unmittelbar, dass der Geotropismus allein die plagiotrope Stellung der Seitenwurzeln verursacht.

Zum ersten ist damit dargethan, dass anderweitige äussere Richtungsimpulse nicht in Frage kommen können. Eine Betheiligung von Hydrotropismus, Aërotropismus, Rheotropismus wäre ohnehin nicht leicht denkbar gewesen. Am ehesten noch Contactreiz (Haptotropismus) durch den Contact mit dem Mutterorgan, welche Wirkung durch den Klinostatenversuch als nicht vorhanden dargethan wird. Von Interesse bezüglich einer Contactwirkung sind ab und zu an der grosssamigen *Faba* zu beobachtende Missbildungen der Hauptwurzel mit Gabelung des Vegetationspunktes. In solchen Fällen sind nun beide Zweige der Hauptwurzel gleich stark entwickelt, und beide sind orthotrop. Auch hier ist somit keine Plagiotropie in Folge Contactreizes vorhanden.

Zum andern haben unsere Klinostatenversuche erwiesen, dass auch keine autonomen Richtkräfte an der Entstehung des geotropischen Grenzwinkels der Seitenwurzeln theilnehmen. Damit fällt die in neuester Zeit von Noll[1] geäusserte Ansicht, dass die geotropische Gleichgewichtslage der Seitenwurzeln

[1] F. Noll, Über eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilk. zu Bonn, Sitzung vom 5. März 1894. Botan. Centralbl., Bd. 60 (1894), S. 129.

ausser durch positiven Geotropismus durch eine radial zur Richtung der Mutteraxe wirksame autonome Richtkraft bedingt sei, welche Noll »Exotropie« genannt hat. Zu der Meinung, dass möglicherweise nicht allein Geotropismus an der Grenzwinkellage betheiligt sei, ist Noll[1] durch die richtige Überlegung gekommen, dass die Annahme alleinigen positiven Geotropismus die von Sachs entdeckte Änderung des Grenzwinkels mit zunehmender Centrifugalkraft nicht ohne Weiteres zu erklären vermöge. Die von Noll gegebene Deutung seiner experimentellen Befunde trifft aber nicht zu. Noll liess Seitenwurzeln von Lupinen und Feldbohnen gegen vorgelegte Glasplatten oder Hohlcylinder anwachsen. Durch diese Hindernisse erlitten die Wurzeln eine gewaltsame Ablenkung. Nach Beseitigung des Hindernisses stellten sich die fortwachsenden Wurzelspitzen mit scharfer Biegung wieder in die radiale Richtung zur Mutteraxe ein. Diese Beobachtungen sind vollkommen richtig. Die Deutung hingegen, welche die beschriebenen Krümmungen als bedingt erklärt durch eine autonome radial zur Mutteraxe richtende Ursache (»Exotropie), ist eine verfehlte. Noll gibt nicht näher an, nach welchen Richtungen zur Lothlinie die Ablenkung der Seitenwurzeln durch die vorgelegten Hindernisse erfolgte. In den von mir angestellten Versuchen sah ich sehr häufig eine Ablenkung nach unten; doch auch zur Seite abgedrängte Seitenwurzeln wurden an den Glasplatten angeschmiegt oft vorgefunden. Die nach unten abgelenkten Wurzeln wachsen, auch wenn man das Hinderniss nicht wegnimmt, mit scharfer Krümmung in den geotropischen Grenzwinkel hinein, sobald sie den unteren Rand der Glasplatte erreicht haben. Nimmt man hingegen, bevor die Umwachsung erfolgt ist, die Glasplatte (nach circa 12 Stunden) weg, so stellen sich die abgelenkten Seitenwurzeln sofort wieder in die Grenzwinkellage ein. Diese Rückkehr in die Normalstellung ist nun in beiden Fällen gewiss nicht, wie Noll

---

[1] F. Noll, Heterogene Induction. Leipzig, 1892, S. 38. Zuerst hat wohl W. Pfeffer (Pflanzenphysiologie, II, S. 339, 1881) auf dieses Verhältniss aufmerksam gemacht. Man vergleiche ferner die Discussion in F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 27, S. 332 (1895).

meint, autonomer Natur. Ein Versuch am Klinostaten zeigt dies ohneweiters. Cultivirt man die Versuchspflanzen in dem oben beschriebenen Zinkblechkasten und legt den Seitenwurzeln erster Ordnung Glasplatten vor, so beobachtet man, dass die gegen den acroskopen Theil der Hauptwurzel hin abgelenkten Nebenwurzeln keine Krümmung erleiden, sobald sie den unteren Rand des Hindernisses erreicht haben. Sie wachsen vielmehr in der Ablenkungsrichtung parallel der Hauptwurzel weiter fort. Die von Noll beobachtete Aufwärtskrümmung ist somit nicht autonomer Natur, sondern wir haben es thatsächlich mit einer geotropischen Erscheinung zu thun, wie direct aus dem Nichteintreten derselben im Klinostatenversuch folgt. Wiederholt man den Klinostatenversuch mit der Abänderung, dass die ablenkende Glasplatte nach 12—16 Stunden, oder noch früher, wieder weggenommen wird, so beobachtet man eine mehr weniger rasch erfolgende Rückkehr der Seitenwurzeln in ihre ursprüngliche Lage. Es lässt sich leicht feststellen, dass dieser Ausgleich der den Wurzeln durch die Glasplatte aufgezwungenen Krümmung nur dann stattfindet, wenn die Glasplatte nach kurzer Zeit (12 Stunden) wieder weggenommen wird. Der Krümmungsausgleich findet also nur dann statt, wenn die Ablenkungskrümmung durch Einstellung des Längenwachsthums in der gekrümmten Zone noch nicht fixirt ist. Dieser Krümmungsausgleich beruht wirklich auf autonomen Ursachen, darf jedoch nicht, wie Noll es thut, auf eine ausschliesslich radial zur Mutteraxe wirksame Richtkraft bezogen werden, sondern ist eine Theilerscheinung des ganz allgemein an radiären Organen vorkommenden Bestrebens geradlinig fortzuwachsen (Autoorthotropismus). Ich habe bereits früher diese Verhältnisse ausführlich behandelt und kann hier auf die damals gegebene Darstellung verweisen.[1] Die von Noll beobachteten Thatsachen gehören mit hinein in das Gebiet des Autotropismus, und durch passende Versuche am Klinostaten ist unschwer zu erweisen, dass die Rückkehr einer durch kurze Zeit hindurch

---

[1] F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 27, S. 308.

gewaltsam abgelenkten Seitenwurzel in ihre frühere Wachsthumsrichtung nicht nur in radial zur Mutteraxe gerichtete Lagen erfolgt, sondern in jeder beliebigen Lage der Nebenwurzel mit demselben Effect möglich ist. Eine autonome, radial zur Mutteraxe wirksame Richtkraft (Noll's Exotropie) kann somit an den Seitenwurzeln nicht existiren.

Es blieben uns noch jene Fälle aus Noll's Versuchen zur Erörterung, in denen die Wurzeln durch die vorgelegte Glasplatte zur Seite abgedrängt werden. Die Spitze solcher seitlich abgelenkten Nebenwurzeln richtet sich, an der Glasplatte dicht hinwachsend, bald schräg abwärts, in die Stellung des geotropischen Grenzwinkels und gelangt so geradlinig weiterwachsend an den freien Rand der Glasplatte und verbleibt auch fernerhin in der eingeschlagenen geraden Richtung. Eine Orientirung radial zur Hauptwurzel findet nicht statt. Wenn man in anderen Versuchen die Glasplatte, nachdem Seitenwurzeln durch dieselbe seitlich abgelenkt wurden, nach kurzer Zeit wieder wegnimmt, so kehren die Wurzeln, wie es auch Noll gesehen hat, wieder in die früher vor der Ablenkung eingehaltene Richtung durch Ausgleich der Krümmung zurück. Hier haben wir es mit einem autotropischen Krümmungsausgleich zu thun, wie ein solcher stets nach einer gewaltsamen Ablenkung von der geradlinigen Wachsthumsrichtung vorkommt und nur so lange möglich ist, als das Längenwachsthum der gewaltsam gekrümmten Region noch nicht abgeschlossen ist. Für die Annahme einer autonomen, blos radial zur Mutteraxe wirksamen Richtungsursache sind demnach auch diese Versuche nicht verwerthbar.

An den Seitenwurzeln erster Ordnung sind also ausser geotropischen Richtkräften keine anderen äusseren oder autonomen Impulse nachweisbar, welche am Zustandekommen der plagiotropen Stellung und des geotropischen Grenzwinkels der Nebenwurzeln betheiligt sein könnten. Unsere weitere Aufgabe ist es nun, darzulegen, wieso geotropische Richtungsursachen allein die schräge Lage der Seitenwurzeln herbeiführen.

III. Die geotropischen Eigenschaften der Seitenwurzeln.

§. 4. Mit dem Nachweis, dass beim Zustandekommen des geotropischen Grenzwinkels der Seitenwurzeln erster Ordnung andere Richtkräfte als der Geotropismus nicht betheiligt sind, kehren wir wiederum auf den Standpunkt zurück, den Sachs in seinen Untersuchungen über die Seitenwurzeln bereits als den richtigen erkannt hatte. Es wird sich uns nun darum handeln, festzustellen, auf welche Art der positive Geotropismus der Seitenwurzeln das Einhalten der Schrägstellung seitens dieser Organe vermitteln könnte. Ich sehe drei Möglichkeiten. Zum ersten wäre zu prüfen, ob die von Sachs geäusserten und oben bereits erwähnten Überlegungen sich als stichhältig erweisen: ob nämlich die krümmende Wirkung der Schwerkraft an den Nebenwurzeln thatsächlich sehr rasch mit abnehmendem Neigungswinkel sich vermindert, im Gegensatz zu den Hauptwurzeln, an denen sie so lange richtend fortwirkt, als der Neigungswinkel mehr wie wenige Winkelgrade beträgt. Dass manches gegen diese Ansicht spricht, wurde schon oben hervorgehoben.

Ein zweiter möglicher Fall, auf den ich schon früher hingewiesen habe,[1] wäre der, dass die Grenzwinkellage der Seitenwurzel ebenso eine eigenthümliche geotropische Gleichgewichtslage für sich darstellt, so wie die Verticalstellung, welche der krümmenden Wirkung der Schwere unterworfene Hauptwurzeln anstreben. Es gehört ja keineswegs zum Begriffe des Geotropismus, dass unter dessen Einfluss jedes reactionsfähige Organ eine Einstellung in die Lothlinie, nach abwärts oder nach aufwärts, zu erreichen sucht. A priori ist es nicht als ausgeschlossen zu betrachten, dass jede beliebige bestimmte Lage zum Horizont an bestimmten Pflanzentheilen eine eigenthümliche geotropische Gleichgewichtslage bilden kann; und es wäre auch die Grenzwinkelstellung der Seitenwurzeln eben jene Lage, welche bedingt ist durch die jenen Organen specifisch zukommende Art, auf den geotropischen Reiz zu reagiren.

[1] Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 27 (1895), S. 329.

Eine weitere Möglichkeit ist endlich die, dass den Seitenwurzeln wohl positiv geotropische Eigenschaften, so wie orthotropen Organen, conform den Ansichten Sachs' zukommen: dass aber ausserdem der Einfluss der Schwere bei den Nebenwurzeln noch andere krümmende Wirkungen hervorruft, welche dem positiven Geotropismus entgegenwirken können und nicht gestatten, dass der positive Geotropismus eine Einstellung in die Lothlinie herbeiführt. Man könnte dieser Vorstellung folgend gewissermassen von einer resultirenden Stellung, welche sich im geotropischen Grenzwinkel ausdrückt, sprechen. Ein ähnliches Verhältniss bietet sich bezüglich einseitiger Lichtwirkung an dorsiventralen Organen mehrfach dar, wenn dem Heliotropismus Photoepinastie entgegenwirkt. Allerdings ist von anatomisch radiär gebauten Organen bis jetzt kein derartiges Beispiel angegeben worden.

Die Entscheidung zwischen den beiden letztgenannten Möglichkeiten ist, wie wir sehen werden, schwierig. Die mir bis jetzt bekannten Thatsachen lassen sich aber durch die letztgenannte, von mir bereits in einer vorläufigen Mittheilung (Berichte der deutschen botan. Gesellsch., 1895, S. 299) vertretene Annahme gut erklären und diese befindet sich mit keinen Ergebnissen im Widerspruche.

§. 5. Abkrümmungsversuch. Wenn man Seitenwurzeln erster Ordnung (am besten von *Vicia Faba*) am Klinostaten in einem Zinkblechkasten, wie ich ihn oben beschrieben habe, erzieht; die Vorrichtung vom Klinostaten herunternimmt, sobald die Seitenwurzeln 2—3 *cm* Länge erreicht haben, und sodann den Kasten so aufstellt, dass die Seitenwurzeln in den geotropischen Grenzwinkel, wie er für die betreffende Pflanzenart empirisch bestimmt wurde, zu liegen kommen, so bleiben die Seitenwurzeln nicht in dieser Lage, sondern krümmen sich nach etwa zwei Stunden leicht abwärts. Diese Krümmung bleibt nur wenige Stunden bestehen, worauf die Seitenwurzeln in den geotropischen Grenzwinkel wieder zurückkehren. Es ist nicht einmal nothwendig, die Seitenwurzeln am Klinostaten zu erziehen, um dasselbe Versuchsergebniss zu sehen. Man braucht nur dem Keimkasten, in welchem die Versuchspflanzen erzogen wurden, durch Drehung eine solche Lage zu geben,

dass die Hauptwurzeln zwar nicht vertical stehen, bestimmte Reihen von Seitenwurzeln jedoch in dem geotropischen Grenzwinkel sich befinden. Auch da ist festzustellen, dass die betreffenden Seitenwurzeln nicht, wie man vermuthen könnte, in der gegebenen Lage von Anfang an weiterwachsen, sondern dass sie vorübergehend eine leichte Krümmung nach abwärts aufweisen. Bei der Ausführung dieser Versuche ist natürlich vor Allem darauf zu achten, dass man die Seitenwurzeln genau in den geotropischen Grenzwinkel bringt. Bei *Vicia Faba* ist dies nicht schwer zu erreichen, indem die Nebenwurzeln dieser Pflanze bei entsprechender Behandlung sich sehr gleichmässig verhalten und in feuchtem Sägemehl im dunklen Raum bei 18—25° C. erzogen constant den gleichen Grenzwinkel von 70° aufweisen. Durch Aufstellung von Controlversuchen kann man sich gegen Fehler in dieser Hinsicht sichern.

Da durch die Untersuchungen von Sachs nachgewiesen ist, dass die Seitenwurzeln erster Ordnung positiv geotropisch sind, so können wir annehmen, dass die geschilderte vorübergehende Abwärtskrümmung positiv geotropischer Natur ist. Die fernere Frage, warum diese geotropische Krümmung unter den erwähnten Verhältnissen eintritt, kann meines Erachtens weder durch die Sachs'sche Annahme eines »schwächeren Geotropismus«, noch mittelst der Annahme beantwortet werden, dass die Grenzwinkellage eine eigenthümliche primäre geotropische Gleichgewichtsstellung ist. Freilich spricht der Versuch anderseits auch nicht direct dagegen, dass eine dieser Auffassungen die giltige ist.

Zum Verständniss des beschriebenen Abkrümmungsversuches an Nebenwurzeln scheint mir aber ein Versuch an heliotropischen Keimpflanzen in nicht unwesentlichem Grade beitragen zu können. Ich habe des Versuches bereits in einer früher veröffentlichten Arbeit Erwähnung gethan.[1] Etiolirte Haferkeimlinge,[2] von einer Seite her beleuchtet, krümmen sich gegen die Lichtquelle so weit heliotropisch, bis sie mit der

[1] Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Diese Sitzungsberichte, Bd. CIV, Abth. I, März 1895, S. 360.

[2] Dieselben reagiren gleich rasch helio- und geotropisch.

Lichteinfallsrichtung einen Winkel von beiläufig 20° bilden. Dabei ist vorausgesetzt, dass die Pflänzchen vorher aufrecht standen und das Licht in horizontaler Richtung mit genügender Helligkeit einfällt. Stellt man einen neuen Versuch mit dem gleichartigen Material auf, wobei aber die Pflänzchen mit ihrer Längsaxe sofort in den Winkel von 20° gegen die horizontale Lichteinfallsrichtung gebracht werden, so beobachtet man, dass die Keimlinge in dieser Stellung nicht verbleiben. Sie krümmen sich vielmehr nach 1—2 Stunden schwach, jedoch sehr deutlich, mit der Cotyledospitze geotropisch aufwärts. Diese Krümmung verschwindet jedoch in einigen Stunden wieder, und durch ihren Ausgleich kehren die Keimlinge in die gegebene Anfangsstellung zurück.

Die Ähnlichkeit dieser Erscheinung, deren nähere Erörterungen am angeführten Orte einzusehen sind, mit dem Abkrümmungsversuch an Seitenwurzeln ist eine unverkennbare. Wenn es sich auch dabei vorderhand um einen Vergleich heterogener Dinge handelt, so scheint es dennoch erlaubt, angesichts der Unzulänglichkeit anderer Erklärungsversuche, bereits auf Grund dieser Experimente auf die Ähnlichkeit der Grenzwinkellage von Seitenwurzeln mit resultirenden Stellungen hinzuweisen.

§. 6. Unterschiede in der Geschwindigkeit des Eintrittes geotropischer Reaction in verschiedenen Neigungslagen. Ertheilt man einer Hauptwurzel eine Ablenkung aus der Lothlinie von bestimmtem beliebigen Winkelwerth und stellt den gleichen Versuch mit einer möglichst gleichen anderen Hauptwurzel an, nur mit dem Unterschiede, dass die Drehung aus der Ruhelage nach der anderen Seite hin, aber um den gleichen Winkel vorgenommen wird, so ergibt ein Vergleich der Geschwindigkeit des geotropischen Reactionseintrittes keinen Unterschied in den beiden Versuchen. Beide Wurzeln beginnen sich gleichzeitig zu krümmen. Der Impuls war ja beidemal der gleiche, und Hauptwurzeln verhalten sich physiologisch radiär.

Seitenwurzeln erster Ordnung zeigen aber hievon verschiedene Verhältnisse. Stellt man zwei Sachs'sche Keimkästen, in welchen junge Pflanzen von *Faba* bis zur Entwicklung

von Seitenwurzeln erzogen worden sind, derart auf, dass bestimmte Reihen von Nebenwurzeln in dem einen Kasten etwa 60° aus ihrer Grenzwinkellage nach aufwärts gedreht werden, während correspondirende Seitenwurzelreihen an Pflanzen des anderen Kastens um den gleichen Winkel von 60° nach abwärts geneigt werden, und wartet man an den im Dunkeln gehaltenen Versuchsobjecten den Eintritt geotropischer Reaction ab, so findet man jedesmal, dass die schräg aufwärts geneigten Wurzeln ihre Rückkehr in die Grenzwinkelstellung viel früher beginnen, als die steil abwärts gerichteten. Während die ersteren unter günstigen Wachsthumsbedingungen bereits nach $1^1/_2$—2 Stunden eine leichte Abwärtskrümmung ihrer Spitze zeigen, lässt sich an letzteren beiläufig erst 1 Stunde später eine deutliche Spur von Reaction nachweisen. Die Grösse der Ablenkung aus der Grenzwinkellage und die sonstigen Versuchsbedingungen waren hiebei die gleichen. Der Versuch gestattet den directen Schluss, dass die in beiden Fällen ausgelöste Krümmungsaction nicht gleich intensiv sein kann. Beobachtet man den weiteren Krümmungsverlauf an den Wurzeln beider Versuchsaufstellungen, so ist leicht festzustellen, dass allemal die schräg aufwärts abgelenkten Wurzeln sich rascher krümmen und stets früher in ihre Grenzwinkelstellung gelangen, als die um den gleichen Winkel nach abwärts abgelenkten gleichen Wurzeln, die doch denselben Weg wie die ersteren zurückzulegen hatten.

Dass zum Verständniss dieses Verhaltens die einst von Sachs geäusserte Meinung, dass die Seitenwurzeln schwächer geotropisch seien als die Hauptwurzeln, nicht ausreicht, braucht kaum erörtert zu werden; jene Theorie vermag nicht einmal die Thatsache des Aufwärtskrümmens an sich an den abwärts geneigten Seitenwurzeln zu erklären. Die in Rede stehenden Beobachtungen deuten auf hievon gewiss verschiedene Verhältnisse.

Die oben angeführte Möglichkeit, dass die Grenzwinkelstellung der Seitenwurzeln ebenso eine eigenthümliche geotropische Gleichgewichtslage, wie die Verticalstellung der Hauptwurzeln darstellen könnte, scheint ohne nähere Überlegung mit den erwähnten Versuchen nicht vereinbar zu sein.

Man könnte denken, dass im Falle der Richtigkeit jener Auffassung die Seitenwurzeln bei gleich grosser Ablenkung aus ihrer Gleichgewichtslage, sei es nach oben oder unten, stets mit der gleichen Geschwindigkeit zurückkehren müssten, ohne den gefundenen zeitlichen Unterschied im Krümmungsbeginn und Verlauf zu zeigen. Sie sollten sich wie Hauptwurzeln verhalten, welche aus der Verticalstellung um einen bestimmten Winkel nach rechts oder links abgelenkt, sich gleich schnell in ihre Ruhelage zurückkrümmen. Es darf aber nicht übersehen werden, dass jener Unterschied in dem Krümmungsverlauf auch von einer physiologischen Verschiedenheit der Oberseite und Unterseite herrühren könnte. Obwohl anatomisch radiär gebaut, könnten die Seitenwurzeln doch bis zu einem gewissen Grade physiologisch dorsiventral sein, so dass ihre jeweilige Oberseite rascher geotropisch reagirt als die Unterseite. Die Möglichkeit ist nicht auszuschliessen, dass an Nebenwurzeln, die unter einseitiger Wirkung der Schwerkraft stehen, eine jederzeit durch Lageänderung auslöschbare Dorsiventralität inducirt wird, welche sich in ungleicher Reactionsfähigkeit von Ober- und Unterseite äussert. Ich möchte an das bekannte Beispiel der plagiotropen Epheusprosse erinnern, von denen Sachs[1] gezeigt hat, dass die anatomisch vollständig dorsiventral gebauten und hervorragend physiologisch dorsiventralen Schwebesprosse in kurzer Zeit ihre Dorsiventralität umkehren, nachdem man sie um 180° tordirt hat. Der Epheu besitzt eine vom Lichte inducirte, vollständig auslöschbare Dorsiventralität. Die horizontalen Schösslinge mancher *Rubus*-Arten sind völlig radiär gebaut; es besteht aber doch eine leichte physiologische Dorsiventralität darin, dass bei der Abwärtskrümmung genau vertical aufgerichteter Sprosse stets die frühere Oberseite zur convexen Flanke wird. Dreht man einen solchen Schössling um 180°, so kann man diese Dorsiventralität binnen wenigen Stunden ebenfalls umkehren; dabei bleibt der radiäre horizontale Spross unbewegt in seiner Stellung. Die Möglichkeit, dass der geotropische Grenzwinkel der Seiten-

[1] Sachs, Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. II, Heft 2 (1879), S. 267.

wurzel in einer eigenthümlichen selbständigen geotropischen Gleichgewichtslage begründet ist, bleibt demnach trotz obiger Versuche noch discussionsfähig.

Ebensowohl ist aber die weitere Annahme zulässig, dass die verlangsamte Aufkrümmung abwärts abgelenkter Seitenwurzeln zurückzuführen ist auf die Wirksamkeit zweier antagonistischer Richtkräfte. Wenn wir nämlich von der Ansicht ausgehen, dass bei der Abwärtskrümmung aufwärts geneigter und bei der Aufwärtskrümmung abwärts abgelenkter Seitenwurzeln verschiedene geotropische Richtungsimpulse in Betracht kommen, so ist es leicht verständlich, dass die Aufwärtskrümmung wegen der Gegenwirkung des positiven Geotropismus langsamer verlaufen muss. Ähnlich krümmt sich ja auch der Stengel eines schräg aufwärts geneigten Keimpflänzchens langsamer gegen horizontal einseitig einfallendes Licht als ein schräg abwärts geneigtes gleiches Pflänzchen. Für die Entscheidung, welche der beiden genannten Ansichten die zutreffende ist, wäre es wohl vor Allem wichtig zu wissen, ob in der Grenzwinkelstellung selbst der abwärtskrümmende Impuls fortwirkt; denn wenn wirklich positiver Geotropismus wie an Hauptwurzeln vorhanden ist, so muss er auch in der Grenzwinkellage wirksam sein; wenn es sich dagegen bei der Grenzwinkelstellung um eine primäre Gleichgewichtslage handelt, so kann in derselben weder ein aufwärts- noch ein abwärtskrümmender Impuls thätig sein. Möglicherweise ist hiezu der oben beschriebene Abkrümmungsversuch verwertbar. Jedoch ist derselbe vom Standpunkt der Annahme einer vorübergehend inducirten Dorsiventralität der Seitenwurzeln in dem oben dargelegten Sinne nicht unanfechtbar.

Aber auch der Nachweis der Identität des abwärtskrümmenden Impulses mit positivem Geotropismus wäre in der untersuchten Frage entscheidend. Dafür lässt sich nun allerdings anführen, dass an horizontalgelegten Seitenwurzeln die Abwärtskrümmung mit fast ebenso grosser Schnelligkeit eintritt, wie an horizontal gelegten Hauptwurzeln derselben Pflanze, obwohl bei ihnen die Ablenkung aus der Gleichgewichtslage nur 10—20° betrug, während die Hauptwurzeln um 90° geneigt waren. Im Einklange mit dieser Beobachtung steht

ferner die Grösse der an horizontalgelegten Seitenwurzeln erzielbaren geotropischen Nachwirkung. Dies spricht sehr dafür, dass die Seitenwurzeln wirklich denselben positiven Geotropismus besitzen, wie die Hauptwurzeln, und weiter, dass das Nichterreichen der Verticalstellung und Verbleiben im Grenzwinkel auf einer Gegenwirkung einer zweiten, noch näher zu bestimmenden geotropischen Einwirkung beruht.

Wie noch später darzulegen sein wird, zeigt sich auch an den radiär gebauten oberirdischen horizontalen Ausläufern von *Rubus* u. a., dass in analoger Weise die Aufwärtskrümmung vertical abwärts gerichteter Schösslinge rascher einsetzt, als die Abwärtskrümmung vertical aufrechter Schösslinge.

Ich bin geneigt, auch dieses Verhalten auf Vorhandensein negativen Geotropismus zurückzuführen, und nicht auf stärkere Krümmungsfähigkeit der Unterseite gegenüber der Oberseite des Schösslings in Folge physiologischer Dorsiventralität. Jedenfalls wäre das Zusammentreffen sehr auffällig, dass es bei den unterirdischen plagiotropen Organen immer die Oberseite, bei den oberirdischen horizontalen Organen stets die Unterseite ist, welche schneller auf den geotropischen Reiz reagirt; und der Gedanke an positiven, beziehungsweise negativen Geotropismus dieser anatomisch radiären Organe liegt nahe.

§. 7. Rhythmische geotropische Reizung. Nicht bloss eine continuirlich, sondern auch eine discontinuirlich wirksame äussere Reizursache ist bekanntlich im Stande an Pflanzenorganen einen Reizerfolg auszulösen. Die interessanten Versuche Wiesner's[1] haben dies auch für die heliotropischen Reizvorgänge erwiesen. Es gelingt für den Geotropismus leicht analoge Resultate zu erhalten, wenn man in ziemlich rascher Aufeinanderfolge geotropische Ruhelage und Ablenkung mit einander abwechseln lässt, nur darf der Aufenthalt in der Ruhelage nicht zu lange dauern, und die Ablenkung muss hinreichend lange währen. Es ist hier nicht der Ort, auf nähere Details solcher Versuche einzugehen. Ich will mich mit der Angabe begnügen, dass ich bei allen untersuchten Keimwurzeln

[1] J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, II, S. 23 (1880). Separat aus dem XLIII. Bd. der Denkschriften der math.-naturw. Classe der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien.

nach Ablauf von zwei Stunden geotropische Krümmung erhielt, wenn ich dieselben während dieser Zeit je 10 Secunden lang vertical abwechselnd verharren liess. Die Versuche wurden ohne besondere Apparate einfach so angestellt, dass ein an dem Arme eines Universalgestelles mittelst improvisirten Charniers in verticaler Ebene beweglicher, geschlossener Zinkblechkasten, der die Wurzeln enthielt, durch rasches Neigen mit der Hand und Anlehnen an feste Stützen in die entsprechende Lagen gebracht wurde. Die Wurzeln waren in Sägemehl cultivirt und konnten durch in den Kasten eingesetzte Glaswände hindurch beobachtet werden.

Diese Versuche lassen sich nun dazu benützen, um ein Versuchsobject zu gleicher Zeit zwei entgegengesetzt gerichteten geotropischen Inductionen zu unterwerfen. Man braucht nur, statt die Wurzeln in die senkrechte Stellung zu bringen, denselben abwechselnd mit der Horizontalstellung eine Winkellage zur Verticalen zu ertheilen. Die letztere Winkelstellung muss selbstverständlich auf der anderen Seite der Ruhelage sich befinden, damit die in ihr zu inducirende geotropische Krümmung eine der ersten Induction entgegengesetzt wirkende wird. Dass auf solche Weise thatsächlich der beabsichtigte Erfolg erreicht wird, folgt daraus, dass die eintretende geotropische Krümmung eine geringere ist, als wenn die Wurzeln intermittirend horizontal und in die Lotlinie gestellt werden. Die Krümmung bleibt ganz aus, sobald zwei um 180° verschiedene Horizontallagen mit einander abwechseln, oder andere gleiche Neigungswinkel beiderseits ertheilt werden; die beiden inducirten Krümmungsactionen sind gleich und gegensinnig, ihr äusserer Erfolg deshalb gleich Null.

Für unsere Untersuchungen an den Seitenwurzeln ist der eben beschriebene Versuch insofern verwendbar, als man mit seiner Hilfe ebenfalls die Verschiedenheit der in gleichen Winkelentfernungen oberhalb und unterhalb der Grenzwinkelstellung ausgelösten Krümmungserfolge constatiren kann. Ich brachte Seitenwurzeln von *Faba*, deren Grenzwinkel 70° betrug, je 10 Secunden lang in eine 70° über der Grenzwinkelstellung, also um 50° schräg aufwärts gerichtete Lage, und 10 Secunden lang vertical abwärts, also 70° unter die Grenzwinkelstellung.

Nach zweieinhalb Stunden (bei +30° C. Temperatur) waren sämmtliche Nebenwurzeln der untersuchten Orthostiche deutlich geotropisch. Mithin muss die Action der Abwärtskrümmung die intensivere gewesen sein. Man könnte einwenden, dass die durch die wiederkehrende rasche Drehung erzeugte Centrifugalwirkung störend eingegriffen habe. Dass dies jedoch nicht der Fall gewesen sein konnte, zeigten mir Versuche, in denen Nebenwurzeln alle 10 Secunden eine rasche (eine Secunde während) Drehung in verticaler Ebene mit Rückkehr in die Gleichgewichtslage erhielten; diese Wurzeln krümmten sich auch nach vier Stunden nicht.

Versuche mit intermittirender geotropischer Reizung können aber auch noch derart angestellt werden, dass man die Wurzeln in jeder der beiden Lagen so lange lässt, als zu einer vollständigen geotropischen Induction hinreicht, und die Lage dann erst in die andere verwandelt. Derartige Versuche sind, wenn auch mit anderer Fragestellung, bereits von Fr. Darwin und Dor. Pertz[1] ausgeführt worden. In diesem Falle erhält man immer schliesslich einen Reizerfolg, auch wenn die beiden Lagen sich in gleichem Neigungswinkel befanden. Dies ist auch leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass je zwei aufeinanderfolgende Inductionen einen gewissen Phasenunterschied besitzen müssen, welcher ein, wenn auch temporäres Überwiegen der ersten über die zweite erfolgte Induction herbeiführt. Darwin und Pertz fanden, dass wirklich ein derartig periodisches Auf- und Abkrümmen statthaben kann. Dieser Phasenunterschied wird natürlich um so kleiner sein müssen, je kürzer eine Inductionsperiode währte; er kann so gering gemacht werden, dass die Krümmungserfolge nur mikroskopisch sicherzustellen sind.

Diese für jedes orthotrope geotropische Object empirisch leicht bestimmbaren Bedingungen existiren für Seitenwurzeln jedoch nicht. Man erhält an diesen, wenn man unter gleichem Winkel abwechselnd gegensinnig geotropisch reizt, auch bei der minimalen geotropischen Inductionsfrist als Resultat eine scharfe Krümmung nach abwärts. Es ist dies ein neuer Beweis

---

[1] Fr. Darwin and Dor. Pertz, On the Artificial Production of Rhytm in Plants. Annals of Botany, Vol. VI (1892), S. 245

dafür, dass von zwei unter dem gleichen Winkel ober und unter der Grenzwinkelstellung ausgelösten Reactionen die erstere die stärkere ist. Dabei ist für den zu erzielenden Effect die Grösse der ertheilten Neigungswinkel von auffallend untergeordneter Bedeutung.

Die Versuche mit rytmischer gegensinniger Reizung zeigen demnach insgesammt, dass ein Unterschied in der Intensität der Krümmung nach aufwärts und abwärts an den Seitenwurzeln erster Ordnung besteht.

Wie oben des Näheren ausgeführt wurde, ist die Möglichkeit vorhanden, dass ein derartiges Verhalten auf einer vorübergehend durch den Einfluss der Schwerkraft an den plagiotropen Seitenwurzeln inducirten Dorsiventralität beruht. Dabei ist aber mit vorausgesetzt, dass die Seitenwurzeln eine eigenthümliche transversalgeotropische Gleichgewichtslage in ihrem Grenzwinkel besitzen, und nicht eigentlich positiv geotropisch sind. Nicht in Übereinstimmung mit dieser Anschauungsweise scheint mir zu stehen, dass auch in horizontaler oder sogar sehr schwach abwärts geneigter Lage die Abwärtskrümmung an den Seitenwurzeln sich mit wenig gegen das Optimum (bei 60—90° Ablenkung) verminderter Schnelligkeit einstellt, während wir von anderen Organen wissen, dass in kleinem Ablenkungswinkel sehr merkliche Verspätung der Rückkehr in die Ruhelage, gegenüber grösseren Ablenkungen, erfolgt.[1] Die Intensität der an Seitenwurzeln bei sehr geringer Neigung nach aufwärts eintretenden Krümmungsaction, wie auch die Grösse der unter diesen Verhältnissen erzielbaren geotropischen Nachkrümmung, deutet eher dahin, dass es wirklich positiver Geotropismus ist, welcher des weiteren ungehindert die Seitenwurzeln in die Verticallage führen würde. Dass aber in den Lagen unterhalb der Grenzwinkelstellung ein aufwärts krümmender Impuls thätig ist, haben wir bereits in vielen Versuchen constatiren können. Für diesen lässt sich nun zeigen, dass er wohl bis zur Horizontallage wirksam ist, im oberen Quadranten aber ein Impuls zur Aufwärtskrümmung nicht mehr einwirkt. Seitenwurzeln krümmen sich nämlich, wenn sie um 60—90°

[1] Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 27, Heft 2 (1895), S. 293.

über ihre Grenzwinkelstellung hinaus nach aufwärts abgelenkt werden, nur wenig rascher abwärts, als in der Horizontallage. Dies spricht dafür, dass in der Horizontallage keine Gegenwirkung gegen den positiven Geotropismus mehr vorhanden ist. Sonst müsste man ja einen bedeutenden Unterschied bezüglich des Krümmungsverlaufes zwischen der horizontalen und schräg aufwärts gerichteten Lage wahrnehmen müssen.

Auch ist die an vertical oder steil schräg abwärts gerichteten Seitenwurzeln erzielbare Nachwirkung nur klein, was ebenfalls darauf hindeutet, dass der ausgelöste Krümmungseffect nur die horizontale Lage anstrebt. Diese Erfahrungen legen die Ansicht nahe, dass der aufwärtskrümmende Impuls an den Seitenwurzeln ein »transversalgeotropischer« ist, welcher für sich allein wirksam der Wurzel eine horizontale Stellung ertheilen würde. Da nun aber die Nebenwurzeln auch positiv geotropische Eigenschaften besitzen, so nehmen sie in der Regel keine genau horizontale Lage ein, sondern infolge des Zusammenwirkens beider geotropischen Richtungsbewegungen eine schwach abwärts geneigte, in welcher demnach der Transversalgeotropismus prävalirt. Oft ist, wie bekannt, die Richtung der unteren Nebenwurzeln deutlich steiler abwärts, der Grenzwinkel ein kleinerer, indem die unteren Seitenwurzeln stärker positiv geotropisch sind, als die oberen. Positiver und transversaler Geotropismus wirken gemeinsam und gleichsinnig, wenn es gilt schräg aufwärtsgestellte Seitenwurzeln in ihren Grenzwinkel zurückzuführen. Sie wirken hingegen antagonistisch, wenn eine steil abwärts gerichtete Seitenwurzel in ihre Gleichgewichtslage sich zurückkrümmt: hier muss der Transversalgeotropismus erst den positiven überwinden, ehe er krümmend wirken kann. Und so erklären sich in einfacher Weise die auffälligen Unterschiede im Krümmungsverlauf abwärts und aufwärts abgelenkter Seitenwurzeln, von denen die ersteren sich viel langsamer krümmen als die letzteren. Die Versuche mittelst intermittirender Reizung bewiesen des weiteren, dass abgesehen von einer Gegenwirkung beider Actionen, wie sie sich im Unterschiede des Krümmungsverlaufes aus verschiedenen Neigungslagen ausdrückte, die ausgelösten Krümmungseffecte für sich verschieden sein müssen.

§. 8. Centrifugalversuche. Derartige Experimente an Nebenwurzeln hat bekanntlich Sachs[1] zuerst angestellt und gezeigt, dass bei einer Fliehkraftwirkung von der 2-, 3-, 4- und vielfachen Beschleunigung der Schwere der Grenzwinkel sich in zunehmendem Maasse verkleinert, weil die krümmende Wirkung des positiven Geotropismus sich mit Zunahme der einwirkenden Kraft immer mehr und mehr steigert.

Wie weit die Grenzwinkelverkleinerung geht, hat Sachs nicht zahlenmässig angegeben. In Versuchen, die ich zur Orientirung über diese Verhältnisse schon früher angestellt habe, ergab sich eine Verminderung des Grenzwinkels von Nebenwurzeln der *Vicia Faba* von 70° auf 45—40° bei einer einwirkenden Fliehkraft von der 38-fachen Beschleunigung der Schwere. Es gelang mir jedoch auch unter Anwendung noch höherer Centrifugalkräfte niemals, eine vollkommene Einstellung der Seitenwurzeln in die Fliehkraftrichtung, analog den Hauptwurzeln, zu erreichen; sie behielten auch bei den stärksten Fliehkräften eine Winkelstellung zur Kraftrichtung bei.

Wie sich die Nebenwurzeln unter Einwirkung ganz schwacher Centrifugalkräfte, von der Reizschwelle angefangen bis zur Grösse der Beschleunigung der Schwere verhalten, ist bisher nicht untersucht worden. Eine Reihe von Versuchen, die ich zur Sicherstellung dieser Verhältnisse unternahm, ergab, dass sich die Seitenwurzeln von *Vicia Faba* gegen die schwächsten Centrifugalkräfte genau transversal stellen, also einen Grenzwinkel von 90° haben, so wie die von Elfving untersuchten horizontalen Rhizome. Die von mir bereits früher bestimmte Reizschwelle liegt bei 0·001 der Beschleunigung der Schwere. Hier findet also schon krümmende Wirkung der Centrifugalkraft statt, und zwar stellen sich die Seitenwurzeln senkrecht zur Kraftrichtung.[2] Lenkt man sie nach irgend einer anderen Richtung hinab, so kehren sie wieder in diese transversale Lage zurück, die demnach eine geotropische Gleichgewichtsstellung ist. Ganz denselben Befund kann man con-

---

[1] J. Sachs, Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln II. Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. 1, Heft 4, S. 621 (1874).

[2] Bei sehr kleinem Rotationsradius müssen selbstverständlich die Seitenwurzeln in einem flachen Bogen wachsen.

statiren, wenn man die Fliehkraftwirkung steigert bis etwa $0 \cdot 1\ g$ (g = Beschleunigung der Schwere). Bei weiterer Steigerung aber vermindert sich der Grenzwinkel, und zwar ziemlich rasch, da er bei einer Kraft = 1 g, also der normalen Schwerkraftwirkung von 90° auf 70° gesunken ist, also um 20° abgenommen hat. Die weitere Abnahme erfolgt aber, wie aus den ersterwähnten Versuchen hervorgeht, recht langsam, indem wir die Fliehkraft auf das 38-fache steigern müssen, um eine weitere Verminderung um 30° zu erzielen. In einer Curve ausgedrückt, wobei die Abscissen Fliehkraftgrösse, die Ordinaten Grenzwinkelgrösse bedeuten, würde zu Beginn ein sehr rasches, dann aber ein sehr langsames Abfallen der Curvenlinie sichtbar werden.

Die hiebei benützten Apparate waren für grössere Geschwindigkeiten ein mittelst Schmidt'schem Wassermotor getriebener kleiner Centrifugalapparat des Wiener pflanzenphysiologischen Institutes, welcher bis zu 40 Touren herab (in der Minute) ganz verlässlich arbeitete; für die langsamere Umdrehung diente als Motor das oberschlächtige Wasserrad eines Voit-Pettenkofer'schen Respirationsapparates, womit selbst für drei Umdrehungen per Minute eine vollkommen gleichmässige Rotation auch für längere Zeit erreicht werden konnte.

Selbständige Beweiskraft für irgend eine Ansicht über die Ursachen der plagiotropen Stellung an Seitenwurzeln besitzen die Centrifugalversuche nicht.

Der von Sachs geäusserten Meinung, dass die krümmende Wirkung des Geotropismus an Nebenwurzeln bereits unter grossem Neigungswinkel erlösche, widersprechen die Resultate dieser Versuche nicht, wenn sie dieselbe auch nicht etwa bestätigen können. Unter Einwirkung grösserer Kräfte kann ja der »schwache Geotropismus« der Seitenwurzeln in bestimmter Relation zunehmen. Dass die Auffassung der Grenzwinkelstellung als primäre geotropische Gleichgewichtslage mit den Ergebnissen der Centrifugalversuche nicht unvereinbar ist, wurde von mir schon einmal hervorgehoben [1]

---

[1] F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 27, Heft 2, S. 332 (1895).

Da nun aber die Ursachen der Plagiotropie der Seitenwurzeln auf anderem Wege von uns als ein Zusammenwirken von positiv- und transversalgeotropischen Bestrebungen gedeutet werden konnten, so vermögen wir auch die Centrifugalversuche in diesem Sinne direct zu discutiren. Dass die Änderung des geotropischen Grenzwinkels mit einer Änderung der einwirkenden Fliehkraft auf das Vorhandensein einer resultirenden Stellung hinweist, ist zuerst von Pfeffer[1] geltend gemacht worden, und es ist auch thatsächlich die einfachste Deutung der oben dargestellten Verhältnisse, wenn man die allmälige Abnahme des Grenzwinkels auf eine resultirende Wirkung zurückführt, wie dies uns durch den Nachweis positiv- und transversalgeotropischer Richtungsimpulse an den Seitenwurzeln gestattet ist. Bei Anwendung ganz schwacher Kräfte überwiegt der Transversalgeotropismus so vollständig, dass er allein in der (senkrecht zur Fliehkraftrichtung gestellten) Lage zum Ausdrucke kommt. Dass positiver Geotropismus da nicht vorhanden ist, ist damit nicht erwiesen, denn in einer resultirenden Stellung brauchen nicht beide Componenten ausgedrückt zu sein, wie es viele Pflanzen zeigen, welche sich heliotropisch bis zur Horizontalen krümmen, obwohl sie geotropisch sind. Erst über 0·1 *g* Fliehkraftwirkung beginnt sich auch der positive Geotropismus im Effecte geltend zu machen, indem der Grenzwinkel kleiner wird als 90°. Bei normaler Schwerkraftwirkung überwiegt im Krümmungseffecte noch immer der Transversalgeotropismus. Erst bei 40 *g* sind die beiden Bestrebungen zukommenden Antheile im resultirenden Effecte gleich, oder der Antheil des positiven Geotropismus bereits etwas grösser, indem der Betrag des Grenzwinkels auf 50—40° sinkt. Bei der Änderung der geotropischen Reizstimmung mit zunehmender Centrifugalkraft scheint demnach der Transversalgeotropismus in seiner Wirkung anfangs rascher, dann aber langsamer zuzunehmen als der positive Geotropismus.

Auf die interessante Analogie zwischen den unter Einfluss ganz schwacher Centrifugalkräfte stehender Seitenwurzeln und

---

[1] W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., S. 339. Leipzig 1881.

den horizontalen Ausläufern und Rhizomen werden wir noch zurückzukommen haben.

§. 9. Näheres über den positiven und transversalen Geotropismus der Seitenwurzeln und das Zusammenwirken dieser beiden Impulse. Nachdem wir gesehen haben, dass Aufwärtskrümmung und Abwärtskrümmung an den Seitenwurzeln aus dem gleichen Ablenkungswinkel unterhalb, beziehungsweise oberhalb der Grenzwinkellage ungleich rasch eintreten und ungleich schnell verlaufen, daher nicht gut gleichen Äusserungen ein und desselben Richtungsimpulses entsprechen können, erübrigt uns noch, durch weitere Untersuchung jedes einzelnen beider Impulse ein Verständniss ihres Zusammenwirkens, welches sich im Zustandekommen der Grenzwinkelstellung äussert, zu gewinnen. Zu den diesbezüglichen Versuchen wählte ich als bestes Object *Vicia Faba;* doch wurden an anderen Pflanzen die erhaltenen Resultate controlirt.

Bezüglich der Emporkrümmung von Seitenwurzeln aus vertical abwärts gerichteter Lage kann es durchaus nicht zweifelhaft erscheinen, dass dieselbe durch die Wirkung eines einzigen Factors, den wir als Transversalgeotropismus erkannt haben, eingeleitet wird. Positiver Geotropismus kann erst dann in Action treten, sobald die sich aufwärts krümmenden Seitenwurzeln eine gewisse, wenn auch geringe Schrägstellung erlangt haben. Eine bestimmte Orientirung der Richtung der Aufwärtskrümmung, in Bezug auf die Wachsthumsrichtung der Hauptwurzel, besteht nicht; es krümmen sich vielmehr in nicht vorher zu bestimmender Weise die Seitenwurzeln theils gegen die Basis, theils gegen die Spitze der Hauptwurzel hin, empor. Die Zeit, binnen welcher nach Einleitung der Verticalstellung der Beginn der Krümmung erfolgt, beträgt für *Faba, Cucurbita, Zea* unter günstigen Verhältnissen zwei Stunden, ist also viel länger als die zur Einleitung der Abwärtskrümmung erforderliche Frist. Aber auch die minimale Zeit, die zur Auslösung einer Aufwärtskrümmung eben noch hinreicht, ist grösser als die entsprechende Zeit für die Abwärtskrümmung; dies erwiesen unsere Versuche mit abwechselnder geotropischer Induction. Der Impuls zur Aufwärtskrümmung nimmt sehr rasch ab, wenn sich die Neigungslage der Seitenwurzeln dem

Grenzwinkel nähert. Man beobachtet öfters sogar, dass Seitenwurzeln, die nur um etwa 10° unterhalb der Grenzwinkelstellung sich befinden, gar nicht in den Grenzwinkel sich hineinkrümmen, sondern in der gegebenen Lage weiterwachsen. Es steht dieses Verhalten in scharfem Gegensatze zu der wiederholt erwähnten energischen Abwärtskrümmung horizontaler, selbst sehr schwach abwärts geneigter Seitenwurzeln. Unter der Annahme eines positiven Geotropismus der Nebenwurzeln erklären sich diese Ergebnisse ganz einfach; die langsame Aufwärtskrümmung erscheint dann bedingt durch eine Gegenwirkung des positiven Geotropismus, und die rasche Abnahme des Impulses zur Aufwärtskrümmung mit zunehmendem Neigungswinkel muss eintreten, weil der positive Geotropismus zunimmt und der Transversalgeotropismus abnimmt. Selbstverständlich kommt ausserdem noch die längere »Latenzzeit« des transversalen Geotropismus als unterstützendes Moment in Betracht.

Wenn sich schräg aufgerichtete Seitenwurzeln herabkrümmen, so muss ihr Transversalgeotropismus jedenfalls hiebei betheiligt sein. Dieser ist es aber nicht allein, denn wenn wir die Neigung zur Horizontalen vermindern, so ist die Abnahme der Geschwindigkeit des Krümmungseintrittes nur ganz gering, das Verhalten also ein gegensätzliches, wie an abwärts geneigten Seitenwurzeln. Man kann sogar feststellen, dass sich horizontal gelegte Nebenwurzeln nur wenig später geotropisch krümmen, als die horizontal liegenden Hauptwurzeln der gleichen Pflanze (*Vicia Faba*). Es legt dies nahe, dass auch den Seitenwurzeln positiv geotropische Eigenschaften zukommen, und dass die Abwärtskrümmung durch Vermittlung des positiven und transversalen Geotropismus zugleich vor sich geht. Rein positiv geotropisch muss aber der Krümmungsimpuls eingeleitet sein, wenn die Seitenwurzeln horizontal liegen. Einleitung der Krümmung durch nur positiven Geotropismus wird man auch erhalten müssen, wenn man die Seitenwurzeln zwischen zwei um den gleichen Winkel von der Horizontallage nach oben und unten entfernten Stellungen langsam hinauf und hinab pendeln lässt, wobei der jeweilige Aufenthalt ober der Horizontalen und unterhalb derselben geringer sein muss, als

die Zeit, welche gerade noch hinreicht, Transversalgeotropismus zu induciren. Auf die angegebene Weise lässt sich die Zeit der latenten Reizung und das Minimum der zur Induction nöthigen Zeit für den positiven Geotropismus der Seitenwurzeln bestimmen. Beide Werthe sind bedeutend geringer als für den Transversalgeotropismus, wie er an vertical abwärts gerichteten Seitenwurzeln einwirkt. Während vertical abwärts gestellte Nebenwurzeln von *Vicia Faba* sich erst nach zwei Stunden aufzukrümmen beginnen, tritt die geotropische Krümmung an horizontalgelegten Wurzeln bereits nach längstens $1^1/_2$ Stunden ein. Ebenso ist es möglich, an horizontalen Seitenwurzeln dieser Pflanze schon nach 20 Minuten langer Induction eine kleine geotropische Nachwirkung zu erzielen, während man bei senkrecht nach unten gestellten Nebenwurzeln der doppelten Zeit hiezu bedarf.

Obwohl Seitenwurzeln, welche sich unter dem Einflusse sehr schwacher Fliehkraft befinden, eine rein transversale Stellung zum Rotationsradius festhalten, so lässt sich doch wahrscheinlich machen, dass auch da positiv geotropische Eigenschaften bereits vorhanden sind, die im Krümmungseffecte jedoch nicht ausgedrückt erscheinen. Denn, wenn man Seitenwurzeln von *Faba* von Anfang des Versuches an senkrecht zum Rotationsradius stellt und sie nun der Einwirkung einer ganz schwachen Fliehkraft (ich verwendete eine Stärke von 0·003—0·07 *g*) unterwirft, so krümmen sich die Nebenwurzeln leicht nach der Peripherie zu, jedoch nur vorübergehend, und nach einigen Stunden wachsen sie wieder senkrecht zur Fliehkraftrichtung weiter. Dieser Versuch entspricht vollkommen dem oben beschriebenen Abkrümmungsversuch und zeigt, dass auch ganz schwache Fliehkraft positiv geotropische Reizung bedingt. Diejenige Stärke der Fliehkraft, welche die Reizschwelle bildet, dürfte demnach für positiven und transversalen Geotropismus der Seitenwurzeln ungefähr dieselbe sein.

Frank,[1] von welchem Forscher bekanntlich der Begriff »Transversalgeotropismus« zuerst aufgestellt worden ist, gab

---

[1] A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig, 1870, S. 21.

für denselben als Definition, dass er die Längsaxe des Organs rechtwinkelig zur Richtung der wirkenden Kraft (der Schwerkraft) zu stellen strebt. Darin fehlt aber, wie sich leicht zeigen lässt, ein wichtiges Merkmal.

Drehen wir eine Hauptwurzel, aus welcher Nebenwurzeln erster Ordnung hervorsprossen, am Klinostaten um eine der Längsaxe des Mutterorgans parallele horizontale Axe, so wachsen, wie schon Sachs in seiner mehrfach erwähnten Arbeit zeigte, die Seitenwurzeln in ihrem Eigenwinkel geradlinig weiter und nehmen meist eine zur Hauptwurzel beinahe senkrechte Richtung dabei an. Die krümmende Einwirkung der Schwerkraft ist dabei eliminirt. Dass der positive Geotropismus ausgeschaltet sein muss, ist ohneweiters klar. Dasselbe gilt aber nicht vom Transversalgeotropismus, wenn wir ihn nach Frank's Definition nehmen, denn alle Seitenwurzeln wenden ja dem acroskopen Theil der Hauptwurzel einerseits, und dem basiskopen Theil anderseits stets dieselbe Flanke zu, und es besteht gar kein Grund, dass nicht ein Transversalgeotropismus im Sinne Frank's in Action treten könne und die Seitenwurzeln sich parallel zur Hauptwurzel horizontal stellten. Das tritt aber, wie die Erfahrung lehrt, nicht ein und desshalb kann auch die Definition Frank's nicht richtig sein. Es fehlt darin nämlich die wesentliche Bestimmung, dass die Krümmungsebene des transversalen Geotropismus in einer Verticalebene mit der Krümmungsebene des positiven Geotropismus liegt. Nur unter dieser Einschränkung ist es erklärlich, dass auch der Transversalgeotropismus im Klinostatenversuch eliminirt erscheint. Auf die Bedeutung dieser Einschränkung für die Theorie des Transversalgeotropismus werden wir später noch einzugehen haben.

Wenn wir unsere Ansicht, dass der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln Effect des Zusammenwirkens von transversalem und positivem Geotropismus sei, festhalten, so bleibt noch die Frage zu beantworten, ob es nicht in Widerspruch stehe, dass eine Componente eine grössere Latenzzeit und eine längere minimale Inductionszeit als die andere Componente besitze und dabei im resultirenden Effecte prävalirt, wie wir es beim Transversalgeotropismus sehen.

Ein Widerspruch kann jedoch hierin nicht erblickt werden, denn Zeit der latenten Reizung und Minimum der Inductionszeit zweier zusammenwirkender Richtungsbewegungen stehen in keinerlei Abhängigkeitsverhältniss zu deren Antheil im resultirenden Effecte. Sowohl die Componente mit längerer Inductionszeit, als die mit kürzerer, kann den grösseren Effect in der resultirenden Krümmung besitzen. Ein Beispiel für den ersten Fall bietet uns die hydrotropische Krümmung von senkrecht stehenden Keimwurzeln nach einer zu ihnen parallel aufgestellten nassen Fläche. Zeit der latenten Reizung und die minimale Inductionszeit sind für den Hydrotropismus von Maiswurzeln entschieden grösser als für den Geotropismus dieser Organe. Und doch kann in der resultirenden Stellung der Antheil des Hydrotropismus der bedeutend überwiegende sein. Dieser Fall ist aber der Grenzwinkelstellung der Seitenwurzeln analog. Häufiger ist es allerdings, dass im resultirenden Effect die Componente mit kürzerer Inductionsdauer überwiegt, wie es allgemein bei der Endstellung heliotropisch gereizter Keimpflanzen in Erscheinung tritt.

2. Abschnitt.

Die geotropischen Eigenschaften horizontaler Rhizome und Ausläufer.

§. 10. Historisches. Dutrochet[1] ist meines Wissens der erste Forscher gewesen, welcher auf die eigenthümlichen geotropischen Eigenschaften der Rhizome gewisser Sumpfpflanzen *(Typha, Sparganium, Sagittaria)*, infolge derer diese Organe in horizontaler Richtung weiterwachsen, geachtet hat. In sehr treffender Weise machte er diese Erscheinung geltend gegen die damals noch verbreitete Ansicht, dass zwischen Stengel und Wurzel ein polarer Gegensatz bestehe, und ferner gegen die von Knight über den Geotropismus der Stengel aufgestellte Theorie. Die späteren Erklärungsversuche Dutrochet's sind

---

[1] H. Dutrochet, Mémoires pour servir etc. Tom. II, p. 6 u. 9. (1837). Auch bereits in seinen »Recherches sur la structure intime« (1824), p. 112, werden diese Verhältnisse berührt.

freilich nicht brauchbar, weil sie auf unrichtigen Angaben über den anatomischen Bau der erwähnten Organe basiren.

Hofmeister[1] widmete zwar dem Geotropismus der horizontalen Rhizome eine ziemlich ausführliche Darlegung, war aber in seiner Auffassung desselben nicht glücklich. Er meinte für die horizontale Richtung der Ausläufer von *Typha* und *Equisetum* den Widerstand des zähen schlammigen Mediums, in welchem dieselben leben, verantwortlich machen zu sollen. Er stützt sich dabei auf den von ihm nicht weiter kritisch verarbeiteten Versuch, in welchem er in reinem Wasser oder feuchter Luft cultivirte Rhizome sich vertical aufrichten sah. Es ist kaum zweifelhaft, dass dieses Resultat die Folge von Verletzungen (vielleicht auch von Lichtzutritt) war, indem jene Organe auf dergleichen Einflüsse sehr empfindlich reagiren, wie es zuerst Elfving[2] erkannt hat.

Elfving, dem wir die grundlegenden Versuche über die horizontalen Rhizome verdanken, stellte vornehmlich die wichtigen Thatsachen fest, dass die Ausläufer genau so wie Seitenwurzeln plagiotrope, aber radiäre Organe sind, d. h. dass sie stets gleich reagiren, wie man sie auch um ihre Längsachse drehen mag, und dass ferner die untersuchten Rhizome *(Helecharis, Sparganium, Scirpus maritimus)* immer wieder in die horizontale Lage zurückkehren, wie immer man sie auch vordem zum Horizonte orientirt hatte. Damit waren die Hofmeister'schen Ansichten widerlegt. In theoretischer Hinsicht äusserte sich Elfving sehr zurückhaltend. Dass die richtige Auffassung der behandelten Thatsachen aber nicht bereits von diesem Forscher mit klaren Worten ausgesprochen wurde, war wohl nur an der unzutreffenden Beurtheilung der Richtungsursache der Seitenwurzeln gelegen. Historisch ist Elfving's Arbeit deshalb von hohem Interesse, weil in derselben, freilich ohne dass es von ihrem Autor besonders hervorgehoben wurde, zum erstenmale eine Erscheinung sichergestellt wurde, welche

---

[1] W. Hofmeister, Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, herausgegeben von Pringsheim, Bd. 3, S. 106 ff. (1863).

[2] F. Elfving, Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. 2, Heft 3 (1880), S. 489.

als »Transversalgeotropismus« bezeichnet werden muss. Frank hatte in seiner Schrift über die natürliche wagrechte Richtung der Pflanzentheile es zum Nachtheile seiner Theorie verabsäumt, auf die Seitenwurzeln und unterirdischen Rhizome Rücksicht zu nehmen.

In neuerer Zeit wurden die Beobachtungen Elfving's von Goebel[1] und Stahl[2] bestätigt, indem ganz analoge Verhältnisse an den Ausläufern von *Adoxa, Circaea, Trientalis* und anderen entdeckt wurden.

§. 11. Die Resultate meiner Untersuchungen kann ich kurz dahin zusammenfassen, dass zwischen Seitenwurzeln, horizontalen unterirdischen Ausläufern und Rhizomen bezüglich ihrer geotropischen Eigenschaften die grösste Ähnlichkeit besteht. Beiden kommen jene Richtungsursachen zu, welche wir als transversalen und positiven Geotropismus erkannt haben, und ein Unterschied ist eben nur darin vorhanden, dass bei den horizontalen Rhizomen in ihrer geotropischen Gleichgewichtslage der positive Geotropismus nicht zum äusseren Ausdrucke gelangt, wie in der Schrägstellung der Seitenwurzeln. Wenn auch diese Ergebnisse mir bereits als sichere erscheinen, so muss ich doch hervorheben, dass ich die diesbezüglichen Untersuchungen vorderhand nur als fragmentarische und erweiterungsbedürftige ansehen kann. Die langsamen Wachsthums- und Reactionsverhältnisse der betreffenden Pflanzenorgane erschweren die experimentelle Behandlung sehr, und machen mehrfach Apparate unentbehrlich, welche mir bis jetzt noch nicht zu Gebote standen.

Der Nachweis von positivem Geotropismus an horizontalen unterirdischen Ausläufern und Rhizomen ist bisher noch nicht geführt worden, obwohl die Beobachtungen Stahl's über den Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus dieser Organe einigermassen auf solchen hindeuteten. Die von mir dabei angewendeten Methoden waren dieselben, wie jene welche ich bei der Untersuchung der Seitenwurzeln benützte. Selbstverständlich gilt aber auch hier derselbe kritische Vorbehalt, wie dort.

---

[1] K. Goebel, Botan. Zeitung, 1880, S. 790.

[2] E. Stahl, Berichte der deutschen botan. Gesellsch. Bd. II (1884), S. 385.

Die Ungleichheit der geotropischen Reaction nach gleicher Ablenkung nach oben und unten könnte auch hier als Ausdruck einer vorübergehend durch die Schwerkraft inducirten Dorsiventralität gedeutet werden; und die zu beschreibende Richtungsänderung unter dem Einflusse stärkerer Centrifugalkraft lässt schliesslich auch eine andere direct nicht leicht abzuweisende Deutung zu, wie die bei den Seitenwurzeln gegebene, nämlich die einer Änderung der Reizstimmung. Allein auch die von mir vertretene Auffassung steht mit keiner einzigen Thatsache in Widerspruch, und hat den Vorzug, dass zahlreiche experimentell festgestellte anderweitige Erscheinungen ungezwungene Erklärung durch sie finden.

Vergleicht man an vertical aufwärts und abwärts gerichteten Rhizomen oder Ausläufern den Eintritt der Krümmung, welche die Rückkehr in die Horizontalstellung vermittelt, so lässt sich stets, und meist in auffälliger Weise, ein früher eintretendes Herabkrümmen der aufgerichteten Objecte beobachten. Als Beispiele führe ich an:

Rhizome von *Butomus umbellatus* wurden unter verschiedenen Winkeln in nasser Erde im Sachs'schen Keimkasten im Freien cultivirt (Mai 1894). Nach zehn Tagen war das vertical aufwärtsgerichtete Rhizom geotropisch gekrümmt, es folgen in kurzer Frist die schräg aufgerichteten. Die abwärtsgekehrten Rhizome krümmten sich erst nach weiteren zehn Tagen merklich.

Ausläufer (»Wandersprosse«) von *Adoxa* in Erde cultivirt, im Gewächshaus (April 1895). Von zwei Gruppen waren die einen 60° über der Horizontalen schräg aufgerichtet, die andere um 60° abwärts geneigt. Erstere reagirten schon nach 36 Stunden, letztere erst nach zwei Tagen.

Ausläufer von *Circaea*, nach Goebel's Vorgang in Nährlösung (verdunkelt) erzogen; im Arbeitsraum, Juli 1895. Zwei Gruppen: die einen um 60° schräg aufgerichtet, die anderen um denselben Winkel abwärts geneigt. Erstere reagiren nach acht Tagen, letztere erst 48 Stunden später.

Analoge Resultate wurden erhalten mit *Heleocharis, Polygonatum, Sansvieria carnea, Cyperus alternifolius, Oxalis stricta, Asperula odorata.*

Man muss bei diesen, wie den anderen Versuchen sorgfältig Verletzungen der Versuchspflanzen zu vermeiden trachten, weil man sonst sehr häufig traumatische Richtungsänderungen zu sehen bekommt, worauf Elfving zuerst hingewiesen hat.

Ich fasse auch bei diesen Pflanzenorganen die Verlangsamung der Aufwärtskrümmung aus abwärtsgeneigten Lagen auf als bedingt durch eine Gegenwirkung des positiven Geotropismus gegen den aufwärtskrümmenden Transversalgeotropismus. An aufwärtsgeneigten Organen aber wirkt positiver und transversaler Geotropismus gleichsinnig, das Rhizom in die Horizontallage zurückzuführen; deshalb krümmt sich das Organ rascher. Möglich wäre jedoch auch der Fall, obgleich ich noch kein derartiges Object finden konnte, dass die Krümmung nach auf- und abwärts gleich schnell eintritt, somit positiver Geotropismus vermuthlich gar nicht vorhanden ist. Für die Theorie des Transversalgeotropismus wäre es gerade von Bedeutung, zu wissen, ob dies vorkommen kann oder nicht.

Den unterirdischen Ausläufern analog scheinen sich die merkwürdigen blattstielbürtigen Stolonen von *Nephrolepis tuberosa* zu verhalten. Sie sind schwach transversal-geotropisch; wenn sie älter werden, hängen sie passiv herab. Auch an diesen Organen sah ich die Niederwärtskrümmung nach Aufrichtung etwas früher erfolgen, als die Aufkrümmung nach Herabbiegen. Es erinnern diese Gebilde an Luftwurzeln, und ihr geotropisches Verhalten steht damit im Einklang.

Es sei noch erwähnt, dass an vertical aufwärts gerichteten Rhizomen und Ausläufern sich die Lage der Krümmungsebene vorher nicht bestimmen lässt; nach allen Seiten hin ist die Abwärtskrümmung möglich, und sie erfolgt auch in den verschiedensten Richtungen. Die genannten Pflanzenorgane sind eben, sowie Seitenwurzeln und Hauptwurzeln physiologisch radiär.

An manchen raschwüchsigen Ausläufern konnte ich auch die von den Nebenwurzeln beschriebenen Versuche mit intermittirender und rhytmisch wiederholter geotropischer Induction ausführen, so gelangen sie ohne weiteren Hilfsapparat mit *Adoxa*. Der Erfolg ist derselbe wie an Nebenwurzeln, es tritt Abwärtskrümmung ein. Wollte man an anderen Rhizomen diese

Versuche anstellen, so wäre wohl eine automatisch thätige Vorrichtung hiezu nöthig.

An den Rhizomsprossen von *Adoxa* war es mir auch möglich, erfolgreich Centrifugalversuche anzustellen.

Unter günstigen Vegetationsbedingungen weisen diese Ausläufer bereits nach 12—15-stündiger rascher Rotation eine schwache, jedoch deutliche Krümmung nach der Peripherie hin auf. Ich wandte eine Fliehkraft von 3—4-facher Beschleunigung der Schwere an. Leider verfügte ich bisher nicht über einen genügend starken Motor, welcher mehrere Tage und Nächte ohne fortwährende Beaufsichtigung in Betrieb bleiben könnte. Daher konnte ich auch nicht diejenige Lage bestimmen, welche die Sprosse zur Kraftrichtung schliesslich einnehmen, und musste mich vorläufig mit der Feststellung, dass überhaupt Ablenkung stattfindet, begnügen. Jedenfalls geht daraus so viel hervor, dass sich die erwähnten Ausläufer im Allgemeinen analog den Seitenwurzeln verhalten. Wie sich andere horizontale unterirdische Organe im gleichen Falle benehmen, muss ich weiteren Untersuchungen überlassen.

Als Ergebniss der bisher an horizontalen Ausläufern und Rhizomen angestellten Versuche kann wohl angesehen werden, dass zwischen diesen Organen und den schräg abwärtswachsenden Seitenwurzeln keine essentielle Differenz bezüglich ihrer geotropischen Eigenschaften obwaltet. Wenn man überhaupt für plagiotrope Organe positiven Geotropismus annimmt, so muss man auch den horizontalen Rhizomen nach ihrem oben mitgetheilten Verhalten positiv geotropische Eigenschaften zuerkennen, obwohl sich ein äusserer Effect solcher in der geotropischen Gleichgewichtslage nicht ausprägt. Und das ist ja beim Zusammenwirken mehrerer Richtkräfte an einem Organ kein seltenes Vorkommniss, dass eine derselben keinen sichtbaren Antheil im resultirenden Effecte hat. Ich will nur an heliotropisch gereizte Sporangienträger von *Phycomyces nitens* erinnern, welche trotz ihres negativen Geotropismus bei genügender Lichtstärke sich stets vollständig in die Richtung der einseitig einfallenden Lichtstrahlen einstellen.

Ebenso wie an Seitenwurzeln lässt sich auch an horizontalen unterirdischen Sprossen durch entsprechende Klinostaten-

versuche erweisen, dass es wirklich nur geotropische und keine autonomen oder sonstig äussere Richtkräfte sind, welche im normalen Zustand die Organe in der horizontalen Wachsthumsrichtung festhalten. Auf dem Klinostaten rotirt sind die unterirdischen Sprosse, wie die Seitenwurzeln, vollkommen bezüglich ihrer einzuhaltenden Wachsthumsrichtung desorientirt; sie wachsen geradlinig fort nach jeder Richtung hin, in welche man sie gewaltsam ablenkt.

Es ist noch zu betonen, dass es auch horizontale Rhizome gibt, denen bestimmt keine geotropischen Eigenschaften zukommen, sondern die jede beliebige ihnen gewaltsam aufgezwungene Richtung auch beibehalten. Nach den Untersuchungen von Barth[1] ist das kriechende Rhizom von *Agropyrum repens* ein derartiger Fall, und es sind die anders lautenden Angaben von C. Kraus[2] auf ungenügend kritisch angestellte Versuche zurückzuführen.

Voraussichtlich werden noch andere gleiche Fälle gefunden werden, und es dürfte vielleicht das Rhizom von *Carex arenaria* unter dieselben zählen.

§. 12. Einige Beobachtungen über oberirdische horizontale Organe. Im Anschluss an die Untersuchung des geotropischen Verhaltens plagiotroper unterirdischer Organe halte ich es für nicht unwichtig, den Massstab der gewonnenen Anschauungen zur Beurtheilung des Geotropismus der übrigen plagiotropen Organe zu verwenden, wenngleich eine endgiltige ausführliche Behandlung der letzteren hier noch nicht gegeben werden soll. Ich will mich auf die Besprechung weniger Beispiele beschränken, dabei möglichst nur die Wirkung des Geotropismus, nicht auch des Heliotropismus im Auge behalten, soweit diese getrennte Behandlungsweise möglich ist. Auch muss vorläufig von einer eingehenderen kritischen Würdigung der vorhandenen Literatur Umgang genommen werden.

1. Die horizontal am Boden hinkriechenden Schösslinge von vielen *Rubus*-Arten (z. B. *R. caesius*) sind anatomisch streng radiär gebaut; ihre Blätter stehen in 2/5 Stellung ange-

[1] R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten. Inaug. Diss. Leipzig, 1894, S. 35.

[2] C. Kraus (Triesdorf), Flora, 1878, S. 324.

ordnet, und nur durch die geotropische Aufrichtung der Blattstiele gewinnt der Spross das durch einseitige Wendung der Blätter bedingte äusserliche Ansehen eines dorsiventralen Gebildes. So wie ein horizontales Rhizom kehren auch diese Schösslinge aus senkrecht aufrechter und vertical abwärts gerichteter Lage wieder prompt in ihre Horizontalstellung zurück. Allein es besteht ein Unterschied gegenüber den radiären horizontalen Rhizomen, insoferne die senkrecht aufwärts gestellten Schösslinge ihre Rückkehr in die Horizontallage immer durch ein verstärktes Längenwachsthum ihrer natürlichen Oberseite einleiten. Die geotropische Krümmung zeigt somit, dass diese Organe physiologisch dorsiventral sind. Diese Dorsiventralität ist jedoch sehr leicht umkehrbar; drehen wir einen *Rubus*-Ausläufer um 90°, so dass die früher seitlichen Flanken nach oben und unten sehen, und fixiren das Organ in der neuen Lage, so wächst dasselbe ohne äusserliche Reaction weiter; nur die Blattstiele richten sich wieder senkrecht auf. Als diejenige Richtungsursache, welche die *Rubus*-Schösslinge in der Horizontalstellung festhält, muss der Geotropismus allein angesehen werden. Man hat für ähnliche Fälle (*Lysimachia Nummularia, Fragaria*) eine Betheiligung von negativem Heliotropismus angenommen,[1] vor allem weil diese horizontalen Sprosse ins Dunkle gebracht sich aufrichten. Wie wir sehen werden ist letztere Erscheinung anders aufzufassen, und es lässt sich auch zeigen, dass die in Frage stehenden Organe im gewöhnlichen Tageslicht wohl schwach positiv, nicht aber negativ heliotropisch sind. Leitet man *Rubus*- oder *Fragaria*-Ausläufer in einen dunklen Recipienten, welcher in seinem Boden eine Öffnung besitzt, und beleuchtet mittelst eines geneigten Spiegels die horizontalen Sprosse möglichst intensiv von unten, so bemerkt man kein Abwenden vom einfallenden Lichte, obwohl gewiss günstige Bedingungen zum Eintritt negativ heliotropischer Krümmungen gesetzt sind. Epinastisch sind diese Organe keineswegs, wie schon aus dem erwähnten Flankenstellungsversuche hervorgeht; es kann also auch eine

---

[1] So Frank, die natürliche wagerechte Richtung der Pflanzentheile, S. 18 (1870); ferner De Vries, Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. I, Heft 2 (1872), S. 234.

derartige Richtungsbewegung den negativen Heliotropismus nicht aufgehoben haben. Dreht man ferner die erwähnten horizontalen Sprosse in einer verticalen Ebene um eine horizontale Klinostatenachse, während sie dabei einseitig beleuchtet werden, so ist auch da kein Abwenden von Licht zu constatiren. Die *Fragaria*-Ausläufer und *Lysimachia*-Stengel, mit denen ich experimentirte, waren vielmehr schwach positiv heliotropisch. Die Horizontalstellung dieser Sprosse ist also ebenso wie jene der unterirdischen Ausläufer rein geotropischer Natur, und es muss auch hier von Transversalgeotropismus gesprochen werden. Aber es ist, so wie an den unterirdischen Rhizomen positiver, neben transversalem noch negativer Geotropismus vorhanden. Indem andere Richtkräfte nicht dafür verantwortlich gemacht werden können, ist für diese Auffassung geltend zu machen, dass sich vertical abwärts gerichtete *Rubus*- und Erdbeer-Ausläufer viel rascher in die Horizontallage emporkrümmen, als sich aufrechte gleiche Sprosse herabkrümmen. In dem einen Falle wirken eben negativer und transversaler Geotropismus gleichsinnig, im anderen gegensinnig. Wie sich diese Sprosse unter Einfluss stärkerer Centrifugalkraft benehmen, habe ich noch nicht versucht; es steht zu erwarten, dass sie sich gegen das Rotationscentrum hin krümmen werden, in Analogie zum Verhalten der (positiv geotropischen) horizontalen unterirdischen Sprosse. Wenn man Pflanzen von *Lysimachia Nummularia* parallel der Sprossachse am Klinostaten dreht, so gewinnen sie ein äusserlich ganz radiäres Ansehen; die Blätter verharren, statt sich wie sonst mittelst Blattstieltorsion zweizeilig mit ihren Spreiten zu stellen, in der decussirten Lage, und die Sprossachse bleibt gerade.

2. Während die eben besprochenen horizontalen Sprosse ihre Lage nicht ändern, sobald man ihre Achse um 90° dreht, also die früheren seitlichen Flanken nach oben und unten kehrt,[1] und gerade bleiben, wenn sie auf den Klinostaten gebracht werden, verhalten sich weitere Kategorien plagiotroper Organe wesentlich anders. Als Repräsentanten einer nächsten

[1] Ich will im folgenden dieses Experiment nach dem Forscher, welcher es zuerst als wichtiges Hilfsmittel zur Untersuchung auf Epinastie angewendet hat, De Vries'schen Flankenstellungsversuch nennen.

Classe wählte ich die plagiotropen »Schwebesprosse« des Epheus, die zuerst von Sachs[1] in eingehender Weise studirt worden sind. Wie der genannte Forscher fand, stellen sich aufwärtsgerichtete Epheusprosse nicht bloss im Lichte (in Folge negativen Heliotropismus und Photoepinastie), sondern auch im Dunkeln horizontal, und zwar krümmen sie sich stets so, dass die morphologische Oberseite die convexe wird, und die mit den Haftwurzeln bekleidete Seite concav wird. Führen wir im Dunkeln den Flankenstellungsversuch aus, so entsteht die analoge Krümmung zur Seite in horizontaler oder in Folge eintretender negativ geotropischer Aufrichtung schwach geneigter Ebene. Diese epinastische Krümmung wird, indem sie auch im Dunklen eintritt, nicht bloss vom Licht, sondern auch durch die Schwerkraft inducirt, und es ist die Dorsiventralität der *Hedera*-Sprosse demnach nicht nur photogen, sondern zum Theil auch geogen. Autonome Dorsiventralität kommt den Schwebesprossen nicht zu, wie der Versuch an Klinostatenpflanzen lehrt. Dieselben werden nämlich, wie schon Sachs vermuthete, ähnlich wie *Lysimachia* radiär. Die durch Licht und Schwerkraft inducirte Dorsiventralität der Epheusprosse lässt sich umkehren. Dies wurde von Sachs entdeckt. Wird ein derartiger Spross um 180° gedreht, so dass die bewurzelte Seite zur oberen und zur Lichtseite wird, so bildet er nach wenigen Wochen an seiner nunmehrigen beschatteten Unterseite neue Haftorgane, während die neue Oberseite auch physiologisch die Eigenschaften einer solchen gewinnt.

3. In sehr interessanten verwandten Beziehungen zu den eben von den plagiotropen Epheusprossen kurz erwähnten Erscheinungen stehen die an den Farnprothallien und Marchantiaceenthallomen festgestellten Thatsachen. Obwohl die Dorsiventralität dieser Organe nach den Untersuchungen Pfeffer's[2] und Leitgeb's[3] im wesentlichen eine photogene

---

[1] J. Sachs, Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. II, Heft 2 (1879), S. 257.

[2] W. Pfeffer, Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg, I. Bd., 1. Heft (1871), S. 91 f.

[3] H. Leitgeb, Flora 1877, S. 174; 1879, S. 317; diese Berichte 1879, Bd. 80, Abth. I, S. 201.

ist, und ein etwaiger Antheil der Schwerkraft daran überhaupt fraglich erscheint, so kann doch gezeigt werden, dass Lichtreiz und Schwerkraftreiz in ganz analoger Weise bezüglich der durch sie verursachten Richtungsbewegungen und Dorsiventralität thätig sind. Leitgeb hat dargethan, dass sich an horizontal schwimmenden Farnprothallien durch Beleuchtung von oben und unten beliebig die Dorsiventralität umkehren lässt; man hat es ganz in der Hand an dem neuen Zuwachs durch Beleuchtung einer Seite daselbst die Oberseite zu induciren. Am Marchantiathallus hingegen wird durch einmalige hinreichend lang fortgesetzte Induction eine nicht mehr abänderliche Dorsiventralität auch am neu hinzukommenden Zuwachs gesetzt, wie Pfeffer fand. Wird ein ausgebildeter Marchantienthallus um 180° gedreht, so dass die frühere Unterseite zur Lichtseite wird, so löst man dadurch verstärktes Wachsthum der morphologischen Oberseite aus, welches mittelst Krümmung um 180° den Thallus in seine frühere Orientirung (wenigstens den neuen Zuwachs) zurückzuführen strebt. Eine autonome Dorsiventralität kommt den Marchantiaceen ebensowenig zu, wie den bisher betrachteten Organen. Denn erzieht man Pflanzen im Dunklen am Klinostaten (aus kleinen Thallusläppchen, indem Brutknospen im Dunklen meist zu Grunde gehen), so erhält man stielrunde radiärgebaute Gebilde, die in keiner Weise Dorsiventralität erkennen lassen. Ich muss bemerken, dass im Gegensatz zu mehreren früheren Angaben etiolirte *Marchantia*-Sprosse, die nicht am Klinostaten erwuchsen, keineswegs radiär sind, sondern aufrechte, schmalrinnige dorsiventrale Gebilde darstellen. Diese Dorsiventralität muss durch Schwerkraft bedingt sein; der aufrechte Wuchs ist dieselbe Erscheinung, wie die Aufrichtung vieler horizontaler Ausläufer im Dunklen, und wird noch im weiteren zur Sprache gebracht werden. Mehrfach findet sich auch die Angabe, dass diese etiolirten Thalluslappen unterseits positiv heliotropisch seien. Sie krümmen sich auch wirklich gegen einseitig auf die Unterseite einfallendes Licht. Dass das aber kein positiver Heliotropismus ist, folgt aus dem Umstande, dass die Krümmung so weit fortgesetzt wird, bis die morphologische Oberseite dem Lichte zugewendet ist, also um 180° gewendet wurde.

Beleuchtet man die Oberseite, so bleibt der Spross, wie schon Frank angibt, gerade; denn die Oberseite befindet sich bereits in der angestrebten Orientirung senkrecht zum einfallenden Licht, in ihrer transversal heliotropischen Gleichgewichtsstellung. Die Marchantiaceenthallome haben aber nicht nur das Bestreben, sich zur Lichteinfallsrichtung transversal zu stellen, sondern sie richten sich auch bei hinreichender Stärke geotropischer Reizung ohne Rücksicht auf das einfallende Licht transversalgeotropisch. Der betreffende Versuch ist zuerst von Sachs ausgeführt worden, und zwar in der Weise, dass im diffusen Tageslicht *Marchantia*-Pflänzchen in einem rasch rotirenden Glasrecipienten erzogen wurden. Die Fliehkraft betrug 3—4*g*. Nach einigen Wochen wendeten sämmtliche mittlerweile erwachsenen Thalluslappen ihre Oberseite dem Rotationscentrum zu, und nahmen mithin zur Fliehkraftrichtung eine transversale Stellung ein.[1] Gewiss wird die *Marchantia* auch in ihrem normalen Leben sich bestreben, horizontal zu wachsen, um eine zur Schwerkraftrichtung transversale Stellung zu behalten; jedoch ist der stets vorhandene Einfluss des Lichtes viel mächtiger als der Geotropismus, und es tritt in Folge dessen stets das Bestreben hervor, senkrecht zur Lichteinfallsrichtung zu wachsen. Etiolirte Sprosse sind deutlich negativ geotropisch. Ob, wie zu vermuthen, negativer Geotropismus neben transversalem auch an den beleuchteten Pflanzen besteht, muss ich noch unbeantwortet lassen.

4. Einen weiteren Typus, der an epinastischen Sprossen nicht selten ist, repräsentiren uns die gleichfalls von Sachs zuerst genauer untersuchten plagiotropen Seitenäste der *Atropa Belladonna*. Im Dunklen vertical aufrecht gestellt, krümmen sich dieselben scharf und rasch in ihre Horizontalstellung zurück, indem ihre Oberseite convex wird. Der Vries'sche Flankenstellungsversuch ergibt ebenfalls eine scharfe Krümmung zur Seite, wobei die Oberseite zur convexen wird. Es ist der Einfluss der Schwerkraft, welcher diese Erscheinung bedingt. Zweige am Licht oder im Dunkeln auf dem Klinostaten gedreht bleiben gerade; die früher angegebene Epinastie ist

[1] Noll's Deutung dieses Versuches (Heterogene Induction [1892] S. 35) ist eine irrige.

also keine autonome, sondern geogenen Ursprungs. Umkehrbar ist dieselbe ebensowenig, wie am Marchantienthallus. Dreht man einen horizontal im Dunklen liegenden plagiotropen *Atropa*-Zweig um 180°, so dass seine Unterseite nach oben gekehrt ist, so krümmt sich (wie schon Sachs gesehen hat) durch verstärktes Längenwachsthum der früheren Oberseite der Spross energisch empor, und diese Krümmung findet dann erst ihr Ende, sobald die Drehung um 180° vollendet, die frühere Orientirung von Ober- und Unterseite wieder hergestellt ist. Der Spross hat dann seine frühere Transversalstellung zur Lotlinie wieder erreicht. Wir sehen also, dass die plagiotropen Organe, deren Dorsiventralität nicht mehr umkehrbar ist, ein doppeltes Bestreben haben müssen: einmal ihre Transversalstellung zu Schwerkraft- und Lichtrichtung festzuhalten, und anderseits die physiologische Oberseite und Unterseite in ihrer normalen Lage zu behalten.

5. Die eben besprochenen Verhältnisse an epinastischen Sprossen leiten uns auf einige Betrachtungen über den Geotropismus der Laubblätter hinüber. Wesentlich eigenthümlich für viele derartige Organe ist Epinastie autonomen Charakters. Im Dunklen am Klinostaten gedreht, schlagen dieselben eine gekrümmte Wachsthumsrichtung ein, wobei die Oberseite (an erwachsenen Organen) convex wird. Noll[1] suchte diese Krümmung als geotropische hinzustellen, indem er annahm, dass Ober- und Unterseite verschieden geotropisch seien, und die Seite, welche geotropisch empfindlicher sei, beantworte die rhytmisch während der Rotation wiederholte gleiche Reizung durch eine geotropische Krümmung in ihrem Sinne (es wäre das die Oberseite). Diese Ansicht .beruht aber auf der nicht zutreffenden Voraussetzung, dass derartige kurze Inductionen mit relativ langen Pausen einen Krümmungseffect zu erzielen vermögen. Dass dies nicht der Fall ist, lehrt ein einfacher Controlversuch, in welchem Laubblätter auf entsprechend lange Zeit in entsprechend langen Intervallen in die betreffende am Klinostaten vorhandene Lage gebracht werden, während sie in den Zwischenpausen in normaler Stellung sich befinden. Es

---

[1] Noll, Heterogene Induction, Leipzig 1892, S. 12.

wird da kein Reizerfolg erzielt. Die autonome Epinastie der dorsiventralen Laubblätter ist wohl zu trennen von jenen früher gleichfalls schlechthin als Epinastie bezeichneten inducirten Richtungsbewegungen, welche in manchen Fällen als Emporkrümmung invers horizontalgelegter Blätter (wie an den *Atropa*-Zweigen) und stets am Klinostaten bei einseitiger Beleuchtung der Blattunterseiten in Erscheinung treten. Im erstgenannten Falle ist die eintretende epinastische Krümmung durch die Schwerkraft inducirt, und im zweiten Falle haben wir es mit Photoepinastie zu thun. Die Dorsiventralität der Laubblätter ist nicht umkehrbar; jene Seite, welche die Spaltöffnungen führt, ist unabänderlich zur Unterseite in Bezug auf die Transversalstellung zur Lotlinie, und zur Schattenseite in Bezug auf einseitig einfallendes Licht bestimmt; sie kann ihre Eigenschaften nicht wechseln. Dasselbe gilt von der spaltöffnungsfreien oberen Seite. Im Zusammenhange mit der Nothwendigkeit jeder der beiden mit unveränderlichen Eigenschaften ausgerüsteten Blattseiten die ihr zukommende Orientirung zu Licht- und Schwerkraftrichtung zu ermöglichen, steht die Ausbildung der den Laubblättern (und zygomorphen Blüthen) eigenthümlichen Richtungsbewegungen, dem Geotortismus und Heliotortismus Schwendener's. Die Torsion hat natürlich zur Folge, dass die angestrebte Orientirung vollständig und auf dem kürzesten Wege erreicht werden kann. Es gibt jedoch bestimmte Fälle, in welchen die angestrebte Orientirung ebenso rasch und ausreichend durch epinastische Krümmung erlangt wird. Wie schon erwähnt, ist dies bei Pflanzen zu beobachten, welche, am Klinostaten gedreht, von ihrer Unterseite her beleuchtet werden. Seitens mehrerer Autoren ist diese Erscheinung als räthselhaft hingestellt worden und complicirte Erklärungsversuche wurden mancherseits zu Hilfe genommen. Wenn wir jedoch bedenken, dass der pflanzliche Organismus die Fähigkeit besitzt, die von ihm gesuchte Orientirung je nach den gebotenen Verhältnissen mit wechselnden Mitteln in kürzestem Wege wieder einzunehmen, so wird auch diese Erscheinung verständlich sein. Denn der am Klinostaten befindlichen Pflanze kommt ihre autonome Epinastie ungehemmt vom Geotropismus bei der Erreichung ihrer fixen Licht-

lage zu Gute und muss die heliotropische Reaction in wirksamster Weise unterstützen. Eine photogene Torsion würde nicht so vollständig zum Ziele führen, indem nach Ausführung einer solchen die Photonastie und autonome Epinastie bestrebt sein würden, ein Wegkrümmen der Blattoberseite vom Licht zu bewirken.

Negativer Geotropismus kommt den dorsiventralen Laubblättern mindestens unter bestimmten äusseren Verhältnissen zu. Dies lehrt ihre schräg aufgerichtete Lage im Dunkeln, in welche sie nach Umkehrung der ganzen Pflanze wieder zurückkehren. Das Bestreben, die Blattspreite zur Richtung der Schwerkraft transversal zu stellen, wurde bereits von Dutrochet[1] mittelst Centrifugalversuche bewiesen. Es lassen sich in dieser Weise auch die complicirten geotropischen Orientirungsbewegungen in manche Analogie an anderen dorsiventralen Organen bringen, und wir haben gesehen, dass sich die zuerst betrachteten Kategorien dorsiventraler Pflanzentheile ganz nahe an die radiären unterirdischen horizontalen Organe anschliessen. Ich wollte an dieser Stelle nur gewisse Gesichtspunkte aphoristisch hervorheben und muss weitere Darlegungen späteren Arbeiten überlassen. Man wird jedoch bereits aus dem wenigen Gegebenen ersehen können, dass es nicht der richtige Gesichtspunkt ist, wenn man, wie es De Vries zuerst that, ohne Rücksicht auf die physiologische und anatomische Ausbildung der dorsiventralen Organe in ihnen allen dieselben Richtungsbewegungen annehmen wollte, wie sie den radiären Organen zukommen. Ebenso ferne liegt uns aber die allzu summarische Auffassung, welche Frank mit der Lehre von seinem Transversalgeotropismus und -heliotropismus verband.

§. 13. Theoretisches zum Begriffe: Transversalgeotropismus. Unsere bisherigen Erörterungen hatten zum Ergebniss, dass die plagiotropen Organe einmal ein ganz specifisches Reactionsvermögen auf den geotropischen Reiz besitzen, wie es orthotropen Pflanzentheilen nicht zukommt; zum andern, dass trotzdem auch bei den plagiotropen Organen (vielleicht sogar ohne Ausnahme) positiver oder negativer Geo-

---

[1] H. Dutrochet, Mémoires pour servir etc., Tome II, p. 52 ff., Paris 1837.

tropismus, wie bei Hauptwurzeln und Sprossen, zu constatiren ist. In der plagiotropen Gleichgewichtslage kann sich z. B. der positive Geotropismus ausdrücken, wie bei den Seitenwurzeln; er kann aber auch sozusagen äusserlich latent sein, wie an den horizontalen Ausläufern. Wir sprachen vom Zusammenwirken des positiven mit transversalem Geotropismus und gaben hierin der Erkenntniss Ausdruck, dass dabei ein Verhältniss obwalte, vergleichbar etwa dem Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Von den übrigen (negativ geotropischen) plagiotropen Organen gilt aber Ähnliches. Es können anderseits bei den geotropischen Krümmungen inhärent dorsiventraler Sprosse und Laubblätter auch Geoepinastie und negativer Geotropismus zusammenwirken, um das Organ in seine Gleichgewichtsstellung (bei Ausschluss des Lichtes) wieder zurückzuführen und es darin zu erhalten. Wir sahen, dass die plagiotropen Organe einen viel zusammengesetzteren geotropischen Apparat brauchen, als die orthotropen radiären, und die Reaction wird umso complicirter, je tiefer sich die Wirkung der Schwerkraft (und des Lichtes) in der inducirten Dorsiventralität, in der Differenzirung functionell verschiedener Partien des Organes, äussert. Hand in Hand damit geht aber eine weitreichende Regulation der zur Reaction in Verwendung kommenden Mittel, so dass das Organ seine Rückkehr in die Gleichgewichtslage auf einem den jeweiligen Bedingungen angepassten Wege bewerkstelligen kann. Ich erinnere an das abweichende Benehmen von Blättern, die am Klinostaten gedreht von unten beleuchtet werden und speciell für Geotropismus an epinastische Krümmung um 180° aus invershorizontaler Stellung. Von derartigen Gesichtspunkten möchte ich auch das Verhältniss des Transversalgeotropismus radiärer und schwach dorsiventraler Pflanzentheile zur Epinastie, die an stärker dorsiventralen Organen durch die Wirkung der Schwerkraft ausgelöst wird, auffassen.

Das Ziel, welches die Epinastie, sowie der Transversalgeotropismus radiär-horizontaler Organe anstrebt, ist ein analoges: die Herbeiführung der specifischen plagiotropen Gleichgewichtslage. Die angewendeten Mittel müssen aber verschieden sein, indem obere und untere Seite der epinastischen Organe durch die Wirkung der Schwerkraft ungleichen Bau und

ungleiche Reactionsfähigkeit erlangt haben. Letzterer Umstand bringt es z. B. auch mit sich, dass Schwebesprosse des Epheu's oder plagiotrope Atropazweige in horizontaler Flankenstellung sich zur Seite epinastisch krümmen; hier wurde eben ausser der einen Reizkrümmung ein stärkeres Längenwachsthum der Oberseite ausgelöst. Rein tritt die Natur des Transversalgeotropismus an den Laubblättern und zygomorphen Blüthen hervor, wenn sie ihre Gleichgewichtslage, wie es meist der Fall ist, durch Torsion wieder zu erlangen suchen, unabhängig von der inducirten Epinastie. Wenn also auch die angewendeten Mittel bei den verschiedenen Kategorien plagiotroper Pflanzentheile äusserst verschieden sind, so wird doch immer dasselbe Ziel, die mehr weniger transversale Stellung zur Richtung des Lotes, zu erreichen gesucht, und dem tragen wir Rechnung, wenn wir allgemein vom Transversalgeotropismus plagiotroper Organe sprechen. Wir wissen ja übrigens auch nicht, ob bei allen orthotropen Organen zur Erlangung der positiv oder negativ geotropischen Gleichgewichtslage derselbe Mechanismus in Thätigkeit tritt.

Wenn wir sagen, in den Nebenwurzeln z. B. wirken positiver und transversaler Geotropismus zusammen zur Einhaltung ihres Grenzwinkels, so ist dies in gewissem Sinne eine Abstraction. Denn es ist nicht etwa möglich, Bedingungen herzustellen, unter welchen bloss eine dieser Componenten richtend einwirkt. Entweder wirken beide oder keine. So bleiben, wie wir sahen, Seitenwurzeln am Klinostaten gerade, wenn ihr Mutterorgan um seine horizontale Längsachse gedreht wird. Sie wenden der Hauptwurzelspitze und dem Hypocotyl anderseits stets dieselbe Flanke zu, und krümmen sich nicht an die Horizontale, parallel der Hauptwurzel. Wir dürfen desshalb auf Grund dieser Überlegungen und Erfahrungen vermuthen, dass positiver und transversaler Geotropismus der Seitenwurzeln und horizontalen Ausläufer keineswegs von einander unabhängige geotropische Richtungsimpulse darstellen, sondern dass sie beide unzertrennlich verbundene Bestandtheile des geotropischen Reactionsapparates der erwähnten Organe sind. Vergleichen wir die positiv geotropische Action mit einem Räderwerk von bestimmter Zusammensetzung und Function,

so kann dasselbe einmal der selbständige Motor für eine mechanische Leistung sein, das anderemal aber nur ein Bestandtheil eines complicirteren Apparates, welcher einen ganz anderen mechanischen Effect hat, wie das Räderwerk allein, als selbständiger Apparat. Und dieser complicirte Apparat ist nur dann in Thätigkeit, wenn sämmtliche Bestandtheile functioniren. Ein derartig combinirter Apparat wäre eben auch der Geotropismus der plagiotropen Organe. Wenn wir denselben auch bis zu einem gewissen Grade als zusammengesetzten Apparat zu erkennen vermögen, so dürfen wir nicht vergessen, dass er anderseits als einheitliches Ganzes aufzufassen ist.

Dritter Abschnitt.

Die Wirkungen anderweitiger äusserer Factoren auf den Geotropismus plagiotroper Organe.

§. 14. Lichtwirkung. Entziehung des Lichtes oder Veränderung der normalen Beleuchtungsverhältnisse pflegen auf den Geotropismus plagiotroper Organe sehr prägnanten Einfluss zu äussern. Bezüglich der Seitenwurzeln und der unterirdischen horizontalen Ausläufer hat uns Stahl[1] die fundamentalen Thatsachen kennen gelehrt und auch in theoretischer Hinsicht wesentlich die richtigen Anschauungen vertreten.

Die Nebenwurzeln erster Ordnung der meisten Pflanzen reagiren sehr rasch auf den Einfluss von Licht, nachdem sie vorher im Dunkeln cultivirt worden waren. *Faba*, *Cucurbita Pepo, Zea*, in feuchtem Sägemehl erzogen hinter den Glastafeln eines Sachs'schen Keimkastens, weisen bereits zwei Stunden nach Exponirung am Lichte eine scharfe Abwärtskrümmung ihrer Nebenwurzelspitzen auf, und die Seitenwurzeln haben da auch bereits in ihrem Spitzentheile jene Lage erreicht, welche sie, fortan beleuchtet, als neuen geotropischen Grenzwinkel beibehalten. Wie Stahl schon ausführlich beschrieben hat, ist diese Grenzwinkelverringerung durch den Einfluss des Lichtzutrittes eine ganz beträchtliche. So wachsen *Faba*-Seiten-

[1] E. Stahl, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch., Bd. II (1884), S. 383.

wurzeln am Lichte um 60—50° gegen die Lotlinie geneigt während sie im Dunkeln einen Grenzwinkel von 80° bilden. Auch bei Kürbisnebenwurzeln verringert sich der Grenzwinkel um 20—30°, von 70° auf 50—40°. Verdunkelt man die Pflanzen, so wird der alte grössere Grenzwinkel wieder angenommen. Verschiedene Wellenlänge der wirksamen Lichtstrahlen war in meinen Versuchen ohne merkbaren Einfluss auf den erzielten Effect. Hinter blauem Kobaltglase krümmten sich Seitenwurzeln von *Faba* und *Cucurbita* mit der gleichen Energie abwärts, wie gleiche Wurzeln, die unter einem gelben Glassturz aufgestellt worden waren. Für den Krümmungseffect ist es ferner gleichgiltig, ob das Licht einseitig einfällt, oder ob es von allen Seiten einstrahlt. Seitenwurzeln in feuchtem Raume cultivirt zeigten mir bezüglich der durch Licht verursachten Grenzwinkeländerung keinen Unterschied, ob das Licht einseitig in bestimmter Richtung einfiel, oder ob das Culturgefäss vor der Lichtquelle um eine verticale Klinostatenachse rotirte, so dass für allseitig gleichmässige Beleuchtung gesorgt war.

Wie zu erwarten, ist die Reaction der Seitenwurzeln auf Beleuchtung nicht durch directe Empfindlichkeit der wachsenden und krümmenden Region bedingt, sondern die Wurzelspitze ist auch bezüglich des richtungsändernden Einflusses des Lichtes der allein sensible Theil. Dies lässt sich leicht zeigen, wenn man die Spitze einiger Seitenwurzeln einer Pflanze mit lichtundurchlässigen Käppchen, etwa aus Stanniol, bedeckt, sodann den Keimkasten mit den Versuchsobjecten an das Licht stellt. Sämmtliche nicht adjustirte Seitenwurzeln krümmen sich nun abwärts; diejenigen aber, deren Spitze das verdunkelnde Käppchen einhüllt, reagiren nicht auf den Einfluss der Beleuchtung, sondern wachsen dauernd in ihrem früheren Grenzwinkel weiter. Stahl hat die in Rede stehende Lichtwirkung auf Nebenwurzeln aufgefasst als Änderung der geotropischen Eigenschaften dieser Organe am Licht. Dass diese Anschauung die zutreffende ist, lässt sich auch erweisen. Es bedarf kaum einer Discussion, dass heliotropische Wirkungen nicht im Spiele sind. Bestimmte Orientirung der beleuchteten Seitenwurzeln zur Lichteinfallsrichtung findet nicht statt; ebensowenig ist einseitiger Lichteinfall Erforderniss zum Stattfinden der

Abwärtskrümmung. Letztere tritt wie erwähnt auch bei allseitiger gleichmässiger Beleuchtung ein. Zu erwägen wäre hingegen allerdings, ob nicht durch Beleuchtung an Seitenwurzeln eine leicht umkehrbare Dorsiventralität inducirt werde, welche ein verstärktes Längenwachsthum der Oberseite zur Folge hat. Dass aber die Abwärtskrümmung am Lichte durch letzteren Umstand nicht hervorgerufen wird, beweist die Beobachtung, dass auch beleuchtete Seitenwurzeln als vollkommen physiologisch radiäre Organe reagiren. Man kann sie beliebig um ihre Längsachse drehen und ihnen dabei die gleiche Ablenkung ertheilen: sie reagiren stets in gleicher Art, können daher nicht epinastisch geworden sein. Cultivirt man Seitenwurzeln am Klinostaten in einem Zinkblechkasten mit Glaswänden, wie er oben beschrieben wurde, in feuchtem Sägemehl, und lässt die Objecte am Lichte rotiren, so tritt keine Krümmung ein. Mit Aufhebung der krümmenden Wirkung der Schwerkraft wurde also auch der krümmende Einfluss des Lichtes aufgehoben. Man kann sich des weiteren davon überzeugen, dass die Induction, welche horizontalgestellte beleuchtete Seitenwurzeln erfahren, sich nicht merklich von der an verdunkelten horizontalen gleichartigen Objecten erzielbaren Wirkung unterscheidet. Denn in beiden Fällen ergibt sich am Klinostaten die gleiche Grösse der im Dunkeln sichtbar werdenden Nachwirkung. Nach allem ist somit an eine directe krümmende Wirkung des Lichtes nicht zu denken, und es ist die von Stahl geäusserte Meinung, dass es sich um eine Änderung der geotropischen Eigenschaften durch das Licht handelt, die richtige. Diese Änderung der Reizstimmung dürfte in einer Änderung der positiv geotropischen, nicht aber der transversalgeotropischen Eigenschaften der Seitenwurzeln bestehen. Ausser der Grenzwinkelverkleinerung spricht dafür der Umstand, dass sich vertical abwärtsgerichtete Seitenwurzeln von *Faba* im Licht und im Dunkel unter sonst gleichen Bedingungen gleich rasch beginnen, sich nach aufwärts in die entsprechende Grenzwinkelstellung zurückzukrümmen. Horizontale oder schräg aufwärtsgeneigte Seitenwurzeln beginnen sich hingegen am Lichte merklich rascher abwärts zu krümmen, als sie im Dunkeln geotropisch reagiren.

Letzteren Versuch hat schon Stahl[1] mit dem gleichen Erfolg angestellt.

An den Seitenwurzeln zweiter Ordnung von *Zea Mays*, welche in geringem Grade geotropisch sind, konnte ich gleichfalls eine Verkleinerung des Grenzwinkels durch Beleuchtung constatiren.

Die Mehrzahl der unterirdischen horizontalen Ausläufer scheint sich nach den bisherigen Untersuchungen (Stahl) gegenüber dem Einflusse dauernder Beleuchtung den Seitenwurzeln ganz analog zu verhalten. Die Richtungsänderung ist hier häufig noch viel auffallender. So wachsen die horizontalen Ausläufer von *Adoxa* und *Trientalis* am Lichte vertical abwärts, wie Hauptwurzeln. Die Ausläufer von *Circaea Lutetiana* hingegen krümmen sich am Lichte nur bis zu einem Grenzwinkel von etwa 45°.[2] Wie wir sahen, sind auch die horizontalen unterirdischen Ausläufer positiv geotropisch, wenngleich diese Eigenschaft in der Gleichgewichtslage sich äusserlich nicht ausdrückt. Es wird daher der positive Geotropismus, welcher die Abwärtskrümmung am Lichte bedingt, nicht erst durch die Beleuchtung wachgerufen, sondern nur mehr oder weniger verstärkt. Dies bedeutet dieselben Verhältnisse, wie sie von den Seitenwurzeln besprochen wurden.

Nicht alle unterirdischen Ausläufer und Rhizome verhalten sich jedoch gegenüber Beleuchtung, so wie die Seitenwurzeln. Es ist bekannt, dass viele derselben am Licht sich in Laubsprosse umwandeln und sich dabei negativ geotropisch aufrichten. Dies findet auch an Rhizomen statt, die im Dunkeln, so wie das Rhizom von *Agropyrum repens*, in keinem nachweisbaren Grade geotropisch sind.

So wie an unterirdischen ist es auch an oberirdischen plagiotropen Organen eine sehr verbreitete Erscheinung, dass dieselben am Lichte andere geotropische Eigenschaften besitzen als im Dunkel. Die lange bekannte Eigenthümlichkeit horizontaler Ausläufer und Sprosse im Dunkeln sich vertical aufzurichten gehört in diese Kategorie von Erscheinungen. Es wurde

---

[1] L. c. S. 396.

[2] Goebel, Botan. Ztg. 1880, S. 790.

bereits in Kürze dargelegt, dass die früher verbreitete Annahme, die Horizontalstellung dieser Organe sei bedingt durch Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus, keine zutreffende ist. Diese Pflanzentheile sind innerhalb der Grenzen normaler Tagesbeleuchtung überhaupt nicht negativ, sondern schwach positiv oder gar nicht heliotropisch. Ihre Horizontalstellung ist eine rein geotropische Gleichgewichtslage; neben transversalen Geotropismus besitzen sie jedoch auch negativ geotropische Eigenschaften. Es gibt nun derartige horizontale Sprosse, welche im Dunkeln keine Änderung der geotropischen Reizstimmung erleiden und dieselbe Gleichgewichtslage beibehalten, wie unter normalen Verhältnissen am Licht; zahlreiche andere Ausläufer und Stengel wachsen hingegen im Dunkel nicht horizontal weiter, sondern richten sich binnen kurzer Zeit vertical auf. Von den von mir diesbezüglich untersuchten Pflanzen blieben auch im Dunkeln horizontal die Ausläufer von *Fragaria vesca*, × *grandiflora* (Ananaserdbeere), *Potentilla reptans*, *Glechoma hederacea*, die Stengel von *Linaria Cymbalaria*. Verticale Aufrichtung ist vorhanden z. B. an *Ranunculus repens*, *Viola odorata* (Sommerausläufer), *Ampelopsis hederacea, Vinca major, Polygonum aviculare. Duchesnea indica, Trifolium repens, Rubus caesius, Lysimachia Nummularia.* Man kann aus den angeführten Beispielen ersehen, dass der Verzweigungsmodus, ob mono- oder sympodial, für das Verhalten im Dunkeln irrelevant ist. So bleiben die sympodialen *Fragaria*-Ausläufer und die monopodialen Stolonen von *Potentilla repteus* im Dunkeln gerade, während sich die sympodialen Stolonen der *Duchesnea* und die monopodialen *Rubus*-Schösslinge aufwärtskrümmen. Die Änderung der geotropischen Eigenschaften durch Verdunklung besteht in einer Verstärkung des negativen Geotropismus. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die genauere Erforschung der Richtungsursachen plagiotropdorsiventraler Organe noch zahlreiche weitere Fälle von Änderung der geotropischen Eigenschaften und zwar von Verstärkung des negativen Geotropismus mit eintretender Verdunklung kennen lehren wird. Solche Verhältnisse dürften auch bei der Aufrichtung etiolirender *Marchantia*-Sprossen mitspielen. Selbst bei Laubblättern, welche

sich im Dunkeln oft mit ihrem Stiel viel steiler aufwärtsrichten, könnte es sich möglicherweise in manchen Fällen ebenfalls um Änderung der geotropischen Eigenschaften, bedingt durch Lichtentziehung, handeln. Selbstverständlich ist in gewiss sehr verbreiteter Weise derselbe Zweck, dass sich im Dunkeln die Pflanzenorgane aufrichten, auf vielen verschiedenen Wegen erzielbar, und es entscheidet die specifische Eigenart und Reactionsweise des Organismus, welche Mittel hiezu in Thätigkeit treten. So ist es a priori klar, dass durch Wegfall des negativen Heliotropismus, der Photoepinastie, mit eintretender Verdunklung, durch Hyponastie ebenfalls Aufrichtung erreichbar ist.

Die besprochene Fähigkeit, auf Lichtzutritt und Lichtentziehung mit einer Änderung ihrer geotropischen Reizstimmung zu antworten, ist offenbar für die betreffenden Pflanzen von biologischer Wichtigkeit. So werden die unterirdischen Wurzeln und Ausläufer hiedurch in Stand gesetzt, die ihnen gedeihliche Umgebung des dunklen feuchten Erdreiches aufzusuchen, während die oberirdischen Sprosse, ohne auf heliotropische Reactionsfähigkeit angewiesen zu sein, das Licht gewinnen können. Es ist auch nicht ohne Bedeutung, dass viele jener horizontalen Ausläufer und Sprosse nur schwach heliotropisch sind. Sie besitzen in der veränderlichen Art, auf den geotropischen Reiz zu reagiren, einen sehr nützlichen Ersatz für die mangelnden heliotropischen Eigenschaften. Dieses Verhältniss zwischen Geo- und Heliotropismus kann man daher als ein vicariirendes bezeichnen. Positiver Geotropismus tritt vicariirend ein für den negativen Heliotropismus, der negative Geotropismus vicariirend für den positiven Heliotropismus. Es ist thatsächlich an einen regulatorisch wirksamen Einfluss des Beleuchtungswechsels zu denken, indem je eine allgemein vorkommende Verstärkung des positiven Geotropismus durch Beleuchtung und Verstärkung des negativen Geotropismus durch Verdunklung an Wurzeln und Sprossen nicht beobachtet wird. In ähnlicher Weise kann auch der Hydrotropismus vom Geotropismus unterstützt und ersetzt werden. Viele Wurzeln, besonders Seitenwurzeln, sind nur schwach hydrotropisch; es ist bei denselben ihr positiver Geotropismus, welcher ihnen dazu

verhilft das feuchte tiefergelegene Erdreich aufzusuchen. Der allgemeine Gesichtspunkt, von welchem diese Erscheinungen aufzufassen sind, ist der, dass eine dem Organismus nützliche oder nothwendige Thätigkeit nicht unbedingt eine von dem betreffenden äusseren Agens direct ausgelöste eigenartige Reaction sein muss, sondern dass die Pflanze auf sehr verschiedene andere Weise ebenso zweckentsprechend reagiren kann. Im weitern Sinne gehören ja auch hieher verschiedene Arten von Stoffwechselvorgängen. Leiden etwa die grünen assimilirenden Organe einer Pflanze Zuckermangel, so kann wohl diesem Umstand durch energischere Assimilation gesteuert werden; ebensowohl kann aber mittelst vermehrter Diastasebildung aus Reservestoffbehältern Material flüssig gemacht werden. Und besonders lehrreich ist es, wenn, wie in dem erwähnten Falle, dasselbe Organ unter verschiedenen Verhältnissen eine verschiedene, den Bedingungen angepasste Reaction ausführt. Es wird dann unter den verschiedenen zu Gebote stehenden Mitteln die passende Auswahl getroffen: ein Beispiel, wie weitgehend die Regulirungsvorrichtungen im Organismus eine zweckmässige Reaction herbeizuführen im Stande sind.[1]

Es sei noch erwähnt, dass in Fällen einer Functionsänderung mit den Vorgängen, die nun neu eintreten, die directe Auslösung geotropischer Reactionsänderung gegeben sein dürfte. So kann man sich vorstellen, dass der Eintritt der Assimilationsvorgänge an ergrünenden Niederblättern beleuchteter unterirdischer Sprosse (z. B. *Asperula, Triticum repens*) für die geotropische Reactionsänderung ebenso die Auslösung mit sich bringt, wie für die Wachsthumsvorgänge an den nun sich zu Laubblättern ausbildenden Schuppenblättern.

§. 15. Einfluss der Temperatur. Dass Seitenwurzeln geradeso wie auf Beleuchtung, auch auf erhebliche Temperaturänderungen durch Änderung ihres geotropischen Grenzwinkels reagiren, hat zuerst Sachs[2] gezeigt. Wenn auch leicht con-

---

[1] Man vergleiche die jüngst von Pfeffer gegebenen Darlegungen in Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 28, S. 229 ff. (1895).

[2] J. Sachs, Arbeiten des botan. Instit. zu Würzburg, Bd. I, Heft IV (1874), S. 624.

statirbar, so ist doch diese Erscheinung weniger prägnant, als die Grenzwinkeländerung durch Beleuchtung. Nebenwurzeln von *Faba*, bei 18—20° C. erzogen, zeigten mir bereits nach zehnstündigem Aufenthalt im dunklen Brutraum von 31° C. Temperatur eine deutliche Krümmung nach abwärts. Sie befanden sich in feuchtem Sägemehl, und es wurde genau geachtet, dass das Substrat seinen Feuchtigkeitsgrad nicht vermindere und dass rings um die Wurzeln die gleiche Temperatur herrsche. Temperaturerhöhung wirkt demnach geradeso wie Licht ändernd ein auf die geotropischen Eigenschaften der Seitenwurzeln. In beiden Fällen wird die krümmende Wirkung des positiven Geotropismus verstärkt. Dass nicht in dem angegebenen Versuchsresultate etwa ein mit erhöhter Temperatur vermehrtes Längenwachsthum und damit erhöhte geotropische Krümmungsfähigkeit eine Rolle spielt, geht daraus hervor, dass die Seitenwurzeln von *Faba* bei 31° C. bereits sehr langsam wachsen. Die optimale Temperatur für ihr Längenwachsthum liegt etwa bei 26° C. Bei 20° C. wachsen sie schneller als bei 31° C. und besitzen den grösseren geotropischen Grenzwinkel.

Dass die Verstärkung des positiven Geotropismus der Seitenwurzeln durch höhere Temperatur biologische Bedeutung haben muss, ist leicht verständlich. Denn die Nebenwurzeln werden durch diese Reaction in den Stand gesetzt, aus durchwärmten und weniger mit Feuchtigkeit gesättigten, sich in tiefergelegene, kühlere und relativ feuchtere Erdschichten zu begeben. Die Einwirkung der Temperatur auf die Art geotropisch zu reagiren ist umso bedeutungsvoller für die Seitenwurzeln, als dieselben nicht stark thermotropisch sind. So ersetzen die geotropischen Eigenschaften den Nebenwurzeln nicht nur den allermeist kaum nachweisbaren negativen Heliotropismus, sondern auch Thermotropismus.

An anderen plagiotropen Organen als an den Seitenwurzeln konnte ich bisher eine Änderung der geotropischen Reizstimmung mit der Temperatur nicht feststellen.

§. 16. Einfluss vermehrter und verminderter Feuchtigkeit des Substrates. Die ersten Angaben über derartige Einwirkungen auf den Geotropismus der Seiten-

wurzeln rühren gleichfalls von Sachs[1] her. Sachs fand an *Faba*-Pflanzen, welche in trockener Erde cultivirt und dann plötzlich stark begossen worden waren, dass binnen einigen Stunden eine plötzliche Abwärtskrümmung der Seitenwurzeln erfolgte. Jedoch wird bemerkt, dass dieses Ergebniss inconstant war, und dass mitunter gar kein Effect durch plötzliche Befeuchtung erzielt werden konnte. Meine eigenen Versuche führten zu wenig brauchbaren Resultaten. Ich beschränke mich darauf, zu bemerken, dass ich im Gegensatz zu Sachs mehrmals sehr ausgiebige Grenzwinkelvergrösserung an *Faba*-Nebenwurzeln beobachtete, sobald die in sehr wenig feuchtem Sägemehl erzogenen Pflanzen plötzlich stark begossen worden waren. Dass auf diesem Wege keine einwurfsfreien Resultate gewonnen werden können, erhellt schon daraus, dass man durch starkes Begiessen des trockenen Substrates von der Oberfläche her nicht leicht allseitig gleiche Feuchtigkeit sofort und sicher in der ganzen Umgebung der Wurzeln herstellen wird. Daher sind auch die hydrotropischen Einflüsse nicht eliminirt. Es wird Sache weiterer Forschungen sein, mit Hilfe brauchbarer Methoden diese Fragen einer Lösung zuzuführen.

§. 17. Einfluss von Verletzungen. Ich will hier die weit verbreiteten und sehr verschiedenartigen Erscheinungen zusammenfassen, welche in einer Richtungsänderung seitlicher Organe bestehen, hervorgebracht durch traumatische Einwirkungen auf das Organ selbst oder auf die Mutterachse desselben oder andere Auszweigungen der letzteren.[2]

Sachs[3] wies zuerst darauf hin, dass an Pflanzen, deren Hauptwurzel zum grossen Theile durch einen Querschnitt abgetrennt wurde, die der Amputationsfläche nächst gelegenen Seitenwurzeln viel steiler nach abwärts wachsen, als unter normalen Verhältnissen. Dass es sich dabei um eine Änderung der geotropischen Eigenschaften jener Nebenwurzeln handeln muss, folgt direct daraus, dass der Versuch am Klinostaten

---

[1] Sachs, l. c. S. 623.

[2] Bezüglich der einschlägigen Literatur verweise ich besonders auf Pfeffer, Physiologie Bd. II, S. 336, Leipzig 1881.

[3] J. Sachs, Arbeiten des botan. Instit. zu Würzburg, Bd. I, S. 622 (1874). Bestätigt wurden die Versuche von Darwin (Bewegungsvermögen S. 159).

durchgeführt keine Richtungsänderung der untersten Seitenwurzeln ergibt.

Lange bekannt sind bereits die gleichartigen Erscheinungen an Tannen, die ihres Endsprosses verlustig geworden sind, und bei denen ein sich vertikal aufrichtender Seitenspross des obersten Wirtels den Wipfelspross ersetzt.[1] Darwin[2] hebt hervor, dass die Affection mit Aecidium elatinum an den Seitenzweigen der Tanne ebenfalls geotropische Aufrichtung zur Folge hat, und citirt mehrere andere Beispiele *(Euphorbia, Portulaca)*, wo normal niederliegende Stengel aufrecht werden, wenn sie von einem Brandpilze befallen werden. Die interessanten Versuche Elfving's[3] zeigten, dass leichte Verletzungen des Stammes mancher Wasserpflanzen *(Sparganium, Scirpus maritimus)* hinreichen, um eine Aufwärtskrümmung der Stolonen hervorzurufen. Dieselbe Erscheinung constatirte auch Goebel[4] für *Sagittaria*, und führt als verwandte Erscheinung an, dass an Kartoffelpflanzen, die durch nasse Witterung und deren Folgen geschädigt wurden, die Ausläufer statt horizontal zu wachsen und Knollen zu bilden, aufrechte Laubsprosse werden. C. Kraus[5] zeigte, dass diese Änderung der geotropischen Eigenschaften der Kartoffelausläufer auch künstlich hervorgerufen werden kann. Vöchting[6] entdeckte in jüngster Zeit, dass auch umgekehrt Laubtriebe der Kartoffel ihren Geotropismus ändern und horizontal wachsen, nachdem die Ausläufer tragende Region der Pflanze von Erde entblösst worden ist.

Es ist sicher, dass schon die wenigen citirten Beispiele ganz heterogene Vorkommnisse in sich begreifen, denen nur das gemeinsam ist, dass ein Trauma den ersten Anstoss zu einer Änderung der Art geotropisch zu reagiren gegeben hat.

---

[1] Vergl. J. Sachs, Arbeiten des bot. Instit. zu Würzburg, Bd. 2, Heft 2 (1879), S. 280.

[2] Ch. und Fr. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von Carus, S. 161, Stuttgart 1881.

[3] Fr. Elfving, Arbeiten des botan. Instit. zu Würzburg, Bd. II, Heft III (1880), S. 492.

[4] K. Goebel, Botanische Zeitung 1880, S. 818–819.

[5] C. Kraus, Flora 1878, S. 324.

[6] H. Vöchting, Botanische Zeitung 1895, I. Abth., S. 95, 97.

Aus einer Gleichheit der äusseren Action aber darf man bekanntlich nicht auf Gleichheit der dabei stattfindenden inneren Vorgänge schliessen.[1] Früher war allerdings die Meinung verbreitet, dass die Aufrichtung vordem plagiotroper Seitenorgane nach Verletzung des Endsprosses auf stärkeres Wachsthum und stärkeren Geotropismus in Folge verstärkter Nahrungszufuhr zurückzuführen sei. Sachs hat a. a. O. jedoch zuerst geltend gemacht, dass diese Organe ja stärker wachsen, aber dabei bleiben könnten wie früher; denn nach Beseitigung des Gipfels plagiotroper Epheu- oder Kürbissprosse werden die nächsten Knospen nicht orthotrop, obgleich sie kräftiger wachsen. In dieser Hinsicht ist auch die Beobachtung Vöchting's, welche oben citirt wurde, von Bedeutung, indem nach derselben Sprosse in Folge stärkerer Zufuhr von Reservestoffen aus steil aufgerichtete zu horizontalen werden. Die Aufdeckung der ganzen Kette von Vorgängen wird für jeden einzelnen Fall eine Detailuntersuchung erheischen. Jetzt lässt sich nur erkennen, dass das auslösende Moment für die Änderung im Geotropismus sehr verschiedenartig sein kann; die Folgen der gesetzten Verletzung sind ja auch in übriger Hinsicht fallweise verschieden, und wir müssen uns vorstellen, dass bald diese, bald jene Folge des traumatischen Eingriffs die unmittelbare Auslösung der Änderung in der geotropischen Reactionsweise veranlasst. Dass in speciellen Fällen die gesteigerte Nahrungszufuhr und die damit verknüpften Vorgänge die auslösende Ursache sein können, ist damit zugestanden und dürfte auch eintreffen. Aber ebenso gut kann eine traumatisch hervorgerufene functionelle Mehrleistung des seitlichen Organs, welches dem verletzten Theil zunächst liegt, eine Änderung der geotropischen Reizstimmung des Seitenorgans bedingen. Diese letzte Consequenz dürfte besonders dann eintreten, wenn mit der Erlangung einer anderen geotropischen Gleichgewichtslage ein ausgiebigeres und leichteres Arbeiten des Organs gegeben wird. So wird z. B. eine Seitenwurzel nach Verletzung des Mutterorgans mehr zur Gewinnung des Wassers für die Pflanze

---

[1] Vergl. hiezu Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze, Leipzig 1892. S. 223.

aus dem Boden in Anspruch genommen werden; und wenn die Seitenwurzel steiler abwärts wächst als sonst, wird sie sehr oft eher in der Lage sein, feuchtere Bodenschichten zu gewinnen, als in ihrer früheren Wachsthumsrichtung. Wenn wir uns erinnern, wie sehr alle Einrichtungen im Organismus auf Wiederausgleich nach einer gesetzten Störung gestimmt sind, so werden wir die ausgesprochene Vermuthung nicht abweisen. In anderen Fällen ist uns aber die directe auslösende Ursache der Richtungsänderung noch ganz unverständlich, wie z. B. bei den von Darwin erwähnten Beispielen von Pilzerkrankungen an *Euphorbia* und *Portulaca*.

Vierter Abschnitt.

Zusammenfassung einiger Resultate.

Entgegen einer vielfach vertretenen Meinung ist die eigenthümliche geotropische Gleichgewichtslage zahlreicher plagiotroper Pflanzentheile nicht durch die Annahme derselben geotropischen Richtungsbewegungen zu verstehen, wie sie den orthotropen Organen eigen sind. So wie es einen positiven und negativen Geotropismus gibt, so ist auch thatsächlich ein transversaler oder Diageotropismus bei vielen radiären und dorsiventralen plagiotropen Organen vorhanden. Dabei ist jedoch festzuhalten, dass die Horizontalstellung eines plagiotropen Pflanzentheils sich vielleicht immer als Resultante verschiedener Richtungsbewegungen ergibt, und der Transversalgeotropismus nur eine Componente darstellt. Die Annahme Frank's von einer einheitlichen Ursache für alle geotropischen Horizontalstellungen ist daher nicht zutreffend. Dagegen lässt sich aber auch die allgemeine Giltigkeit der de Vries'schen Anschauung, welche die Existenz eines Transversalgeotropismus nicht zulässt und die horizontalen geotropischen Stellungen als Resultante aus negativem Geotropismus und Epinastie erklärt, nicht mehr aufrecht erhalten.

Die plagiotrope Stellung der Seitenwurzeln erster Ordnung ist nur durch geotropische Richtungsursachen bedingt, wie Klinostatenversuche erwiesen. Es ist also die von Noll geäusserte Ansicht, dass hiebei autonome Richtungsursachen

mitwirken, als widerlegt zu betrachten. Am zutreffendsten dürfte jene Auffassung sein, welche die Plagiotropie der Seitenwurzeln als Resultante positiv und transversalgeotropischer Bestrebungen erklärt. Alle bisher bekannten Erscheinungen an Seitenwurzeln lassen sich damit in Einklang bringen und es lässt sich die auffallende Thatsache von der grösseren Geschwindigkeit im Eintritt und Verlauf der Abwärtskrümmung an aufwärtsgerichteten Seitenwurzeln gegenüber der Aufwärtskrümmung abwärtsgerichteter Wurzeln ungezwungen verstehen, wenn man in dem ersten Falle eine gleichsinnige, im anderen eine entgegengesetzte Wirksamkeit zweier geotropischer Richtungsimpulse sieht. Wenn auch positiver und transversaler Geotropismus bezüglich der äusseren Wirkung einander schwächen oder verstärken können, so sind sie doch beide Bestandtheile eines geotropischen Apparates und können nicht etwa getrennt in Action treten, obgleich ihre gemeinsame Action öfters, wie an vertical abwärtsgestellten oder horizontalen Seitenwurzeln, durch eine der Componenten eingeleitet wird. Die einst von Sachs geäusserte Meinung, dass die plagiotrope Stellung der Seitenwurzeln sich durch einen schwächeren Geotropismus derselben erklären lasse, wird bereits durch die Thatsache, dass abwärtsgerichtete Seitenwurzeln sich wieder nach aufwärts in ihre Grenzwinkelstellung zurückkrümmen, unwahrscheinlich gemacht.

Die horizontalen unterirdischen Rhizome und Ausläufer besitzen ausser ihren bereits durch Elfving's Untersuchungen nachgewiesenen transversalgeotropischen Eigenschaften auch positiven Geotropismus, obwohl sich derselbe nicht wie bei Nebenwurzeln in der Gleichgewichtslage äusserlich ausdrückt. Man kann dieses Verhältniss etwa vergleichen mit der Erscheinung, dass sich manche helio- und geotropisch reizbare Pflanzentheile in die Richtung von unten oder seitlich horizontal einfallender Lichtstrahlen vollständig einstellen, als ob sie gar nicht geotropisch wären. Unter Einfluss ganz schwacher Centrifugalkraft benehmen sich auch die Seitenwurzeln ganz wie horizontale Ausläufer.

Auch viele oberirdische horizontale Ausläufer (*Fragaria, Rubus* u. a.) besitzen dieselben geotropischen Eigenschaften

wie die unterirdischen horizontalen Organe. Negativer Heliotropismus hat unter normalen Umständen keinen Antheil am Zustandekommen der Horizontalstellung; die letztere ist vielmehr rein geotropischer Natur.

Bei den ausgeprägt anatomisch und physiologisch dorsiventralen Sprossen und Laubblättern, sowie den zygomorphen Blüthen dürfte in höherem Maasse, als es meist bisher geschah, der Einfluss der durch Schwerkraft inducirten (geogenen) Dorsiventralität auf die Art der geotropischen Reaction zu berücksichtigen sein. Insoferne als diese Organe eine zur Lotlinie transversale Stellung anstreben, ist ihnen auch Transversalgeotropismus zuzuschreiben. Mit den verschiedenen Graden der Dorsiventralität hängt es zusammen, wenn dieses Ziel auf verschiedene Weise erreicht wird. Aber auch dasselbe Organ kann unter verschiedenen Versuchsbedingungen seine transversale Lage durch verschiedene Reactionsart (Krümmung, Torsion) erlangen.

Die Richtungsänderung von Seitenwurzeln und horizontalen unterirdischen Ausläufern durch Licht beruht, wie bereits Stahl angab, auf einer Verstärkung ihrer positiv geotropischen Eigenschaften. Biologisch bedeutsam ist diese Erscheinung, weil durch Änderung einer Richtungsbewegung (Geotropismus) der Mangel der entsprechenden anderen (negativer Heliotropismus) ersetzt wird. Auch die Aufrichtung vieler horizontaler oberirdischer Ausläufer und Sprosse im Dunkeln ist etwas analoges, und die Meinung, der Wegfall von negativem Heliotropismus bedinge die Aufrichtung, ist als unzutreffend zu betrachten.

Temperaturerhöhung, vielleicht auch Feuchtigkeitserhöhung im umgebenden Medium, ferner Verletzungen an anderen Gliedern des Pflanzenindividuums bedingen ähnliche Änderung der geotropischen Reizstimmung wie Beleuchtung. Bei den traumatischen Einflüssen ist zu beachten, dass die direct auslösende Ursache für die geotropische Änderung durch sehr heterogene innere Vorgänge gebildet werden kann, und dass daher verschiedene noch nicht hinreichend charakterisirbare Erscheinungen unter den »traumatischen Änderungen des Geotropismus« zusammengefasst werden.

Inhaltsverzeichniss.